Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Neue Versuche zum Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge.

Von

Dr. **August Weismann,**
Professor in Freiburg i. Br.

Einleitung.

Die vorliegende Abhandlung enthält die ausführliche Darlegung einer Reihe von Versuchen, die ich in dem letzten Jahrzehnt mit verschiedenen Tagschmetterlingen angestellt habe, um zu einer gesicherteren Beantwortung der Fragen zu gelangen, welche in meiner ersten Schrift: „Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge" mehr angeregt als gelöst worden waren. Wohl hatte ich damals (1875) sicherstellen können, was DORFMEISTER für *Vanessa levana* schon vorher wahrscheinlich gemacht hatte, dass bei verschiedenen saisondimorphen Arten die alternirenden Formen durch Wärme oder Kälte beeinflusst, theilweise sogar in einander umgewandelt werden können; auch hatte ich versucht, mir eine Vorstellung davon zu bilden, wie etwa die phyletische Entstehung solcher Doppelgestaltung einer Art durch den Einfluss alternirender Klimaeinflüsse zu denken sein könnte, allein das war doch nur ein Versuch, den ich selbst weit entfernt war für den endgültigen Abschluss der ganzen Frage zu halten.

So benutzte ich Zeit und Gelegenheit, wo sie sich boten, um durch neue Versuche präcisere Antworten auf die Frage zu erhalten, wie weit die Erscheinung des Saison-Dimorphismus überhaupt direct von Temperatureinwirkungen hervorgerufen sein möchte, und wie weit Klimaunterschiede dauernde, d. h. erbliche Wirkungen auf die Färbung von Schmetterlingen hervorrufen können. Ich glaube auch jetzt einen Schritt weiter gekommen zu sein, und habe meine heutigen, wie ich

hoffe, richtigern und vollständigern Ansichten über diese Fragen schon in einigen meiner letzten Schriften[1]) ausgesprochen, mich stützend auf einen Theil eben dieser Versuche.

Wäre dies nicht geschehen, so würde ich mit der genauen Veröffentlichung der Versuche noch einige Jahre länger gewartet haben, denn am Ende der Untersuchungen sind wir auch heute noch nicht angelangt, vielmehr tauchen jetzt auf der neu gewonnenen Basis wieder neue Fragen auf, die erst durch weitere Versuchsreihen beantwortet werden können. Ich fühle mich indessen verpflichtet, die Belege zu den schon zu Folgerungen benutzten Versuchen hiermit vorzulegen. Damit möchte ich indessen nicht darauf verzichtet haben, auch in Zukunft noch an diesen Fragen weiter mitzuarbeiten und Material zu ihrer vollständigern Bearbeitung beizubringen. Zu meiner Freude bin ich längst nicht mehr der nahezu einzige Arbeiter auf diesem Feld; feine Kenner der Insekten und vortreffliche Experimentatoren wie W. H. Edwards in Amerika, Merrifield und Dixey in England, Standfuss und Brandes in Deutschland, jüngere begabte Kräfte wie E. Fischer haben sich diesen Fragen zugewandt, und so steht zu hoffen, dass ein tieferes Eindringen in diese Erscheinungen und damit zugleich in einen Theil der Artbildungsvorgänge erreicht werden wird, und dass auch diejenigen Punkte, welche heute noch auf dem Stadium der Vermuthung bleiben müssen, in nicht ferner Zeit zu sichern Erkenntnissen emporgehoben werden können.

Eben um dazu das Meinige beizutragen, habe ich mich auch nicht gescheut, meine Deutung der Thatsachen, so wie sie heute nach den eignen und fremden Erfahrungen vorliegen, der Mittheilung folgen zu lassen, auf die Gefahr hin, später vielleicht Manches noch daran ändern zu müssen; denn nicht durch blindes Experimentiren gelangen wir weiter, sondern nur durch zielbewusstes; dazu aber bedürfen wir der Deutung des augenblicklich Bekannten. Wenn ich den theoretischen Erwägungen meine eigne Vererbungstheorie zu Grunde gelegt habe, so geschah dies nicht, weil ich sie dem Leser aufdrängen möchte, sondern weil sie bis jetzt die einzige Theorie ist, welche so weit ins Einzelne durchgearbeitet ist, dass es möglich wird, mit ihr an die Erklärung der hier behandelten Erscheinungen heranzutreten. Das allein ist schon eine Leistung für eine Theorie, dass sie sich auf die Einzelerscheinungen anwenden lässt, denn man gewinnt auf diese

1) Weismann, „Das Keimplasma, eine Theorie der Vererbung", Jena 1892, p. 523 u. ff.

Weise bestimmte Formeln, mit denen sich operiren lässt und die ihren Werth behalten, auch wenn sich dereinst Vieles an der Theorie selbst als irrig erweisen sollte und umgeändert werden müsste. Sie können dann in die neuen Formeln der bessern Theorie umgesetzt werden, ohne dass der Fortschritt, den sie gebracht haben, verloren zu gehen brauchte.

Freiburg i. Br., 30. April 1895.

Inhalt.

I. Versuche und Beobachtungen an *Chrysophanus phlaeas.*
II. Versuche an *Pieris napi.*
III. Versuche an *Vanessa levana-prorsa.*
IV. Versuche mit *Pararga egeria* und *meione.*
V. Versuche über Einwirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf Schmetterlingspuppen.
VI. Versuche mit *Vanessa urticae.*
VII. Wärmeeinwirkung auf überwinternde Puppen.
VIII. Allgemeiner Theil: theoretische Verarbeitung der Thatsachen.

I. Versuche und Beobachtungen an Chrysophanus phlaeas L.

A. Versuche mit Brut von südeuropäischen Eltern.

Herr Dr. SCHIEMENZ von der Zoologischen Station in Neapel hatte die grosse Güte, im Frühjahr 1888 Weibchen von *Phlaeas* im Freien in der Nähe von Camaldoli zu fangen und zur Eiablage zu bringen. Ein Theil der Eier wurde von ihm selbst in Neapel aufgezogen, ein andrer Theil wurde mir nach Freiburg gesandt und bildete das Material zu den im Folgenden mitzutheilenden Versuchen.

Ich möchte nicht unterlassen, hier Herrn Dr. SCHIEMENZ für seine liebenswürdige Unterstützung meiner Bestrebungen recht warmen Dank zu sagen. Wer es aus eigner Erfahrung kennt, wie schwierig und von vielen Zufälligkeiten abhängig die Gewinnung solchen Untersuchungmaterials ist und wie viele Mühseligkeit sie verursachen kann, der wird die Aufrichtigkeit dieser Danksagung zu würdigen wissen. Selbst von deutschen *phlaeas* habe ich Jahre lang mich vergeblich bemüht Eier zu erhalten, und als es endlich gelang, war es doch auch nur eine mässige Anzahl.

1) Neapler Eier in Neapel aufgezogen.

Die in Neapel Anfang Mai an Rumex acetosella abgelegten Eier wurden an den in Töpfe eingesetzten Pflänzchen aufgezogen und ergaben vom 26.—29. Juni 32 Schmetterlinge. Diese zeichnen sich alle durch einen sehr breiten, tiefschwarzen Rand der Oberseite der Vorderflügel aus und durch sehr grosse und tiefschwarze Flecke. Viele zeigen auch die für die var. *eleus* charakteristische schwarze „Bestäubung" des lebhaft roth-goldnen Grundes, doch ist dieser letztere Charakter schwankend und sehr ungleich stark entwickelt. Nach dem Grade der schwarzen Bestäubung der Vorderflügel kann man drei Stufen unterscheiden:

A. Dunkelste Form: es sind nur noch 3 bis 5 kleine, verwaschene Fleckchen vom Rothgold der Grundfarbe übrig, die ganze übrige Flügelfläche ist tiefschwarz bestäubt und zeigt nur noch zer-

streute, roth-goldne Schuppen, die einen schwachen, goldnen Schiller hervorrufen. Nach aussen von der schwarzen „Fleckenbinde" sind nur schwache Spuren roth-goldner Fleckchen zu erkennen. Hierher 8 Stück.

B. Mittlere Form: die roth-goldne Grundfarbe tritt auch nach aussen von der schwarzen Fleckenbinde in Gestalt deutlicher Flecken hervor, doch ist die ganze hintere Hälfte des Flügels stark schwarz bestäubt. Hierher 12 Stück.

C. Hellste Form: die hintere Hälfte des Flügels ist von der Wurzel her nur bis zur Fleckenbinde schwarz bestäubt; nach aussen von derselben nicht mehr. Hierher 12 Stück.

Alle drei Formen verdienen also den Namen der var. *eleus*, wenn sie auch gerade in dem Charakter dieser Variation, der „schwarzen Bestäubung der Oberseite der Vorderflügel" stark variiren. Man wird dies nicht als die Wirkung der Zimmerzüchtung betrachten dürfen, sondern als eine der Sommerbrut von *phlaeas* in Neapel eigne Variabilität. Ein Stück von *phlaeas* aus Griechenland und eins aus Corsica sind noch schwärzer als die Varietät A, indem sie gar keine roth-goldnen Flecke mehr haben, sondern nur schwachen Goldschiller, der von zerstreuten Goldschuppen herrührt.

Aus Süd-Japan (Tokyo) besitze ich 71 Stücke von *phlaeas*, die im Juni und Juli 1887 gefangen sind, also alle der Sommergeneration angehören. Alle haben sehr breiten schwarzen Rand und grosse, tiefschwarze Flecke, aber die schwarze Bestäubung der roth-goldnen Grundfarbe ist auch bei ihnen in sehr verschiedener Stärke ausgebildet. Nur 3 erreichen an Dunkelheit die erwähnten Stücke aus Griechenland und Corsica, bei vielen ist nur die wurzelwärts liegende Fläche der hintern Flügelhälfte schwarz bestäubt, und 14 Stücke sind ohne alle Bestäubung, schön roth-golden. Also auch hier herrscht grosse Variabilität des *eleus*-Charakters.

2) Neapler Eier in Freiburg aufgezogen.

Am 19. Mai 1888 erhielt ich durch die Güte des Herrn Dr. Schiemenz die erste Sendung von *phlaeas*-Eiern aus Neapel, die meist auf trocknen Blatt- oder Stengelstückchen von Rumex acetosella festsassen. Mit Leim auf blühende Pflanzen von Rumex acetosella befestigt, entwickelten sich dieselben, wie auch die Eier mehrerer, bis zum 24. Mai sich folgender Sendungen ganz wohl und zwar im Zimmer bei 20–21 ° C. Es schlüpften vom 22.–26. Mai einige 70 Räupchen

aus, die zuerst nicht schildförmig sind, sondern von gewöhnlicher Raupengestalt, hellgelblich von Farbe und mit einem Flaum langer Haare bedeckt.

Schon am 4 Juni waren sie schildförmig und vom Grün der Ampferblätter, einige auch mit einem hell weinrothen Dorsalstreif und Infrastigmalstreifen. Sie fressen die Chlorophyllschicht der weichen Blätter von unten her weg und lassen nur die Epidermis stehen. Sie sind langsam und träge und kriechen erst vom Blatt weg, wenn es ganz abgenagt ist. Als sie nahezu ausgewachsen waren (7. Juni), frassen sie die ganzen Blätter, wie andere Raupen. Viele blieben ganz grün, andere zeigten die lebhaft weinrothen Längstreifen auf grünem Grunde, eine Farbenanpassung an die roth schimmernden Stengel vieler Ampferpflanzen, deren Roth genau von derselben Schattirung ist wie das der Raupen. Beide Raupenfärbungen sind also vorzügliche Schutzfärbungen.

Ich habe vor Jahren schon für *Vanessa prorsa-levana* den Nachweis geführt, dass die dort vorkommende schwarze und gelbe Raupenfärbung in keinem Zusammenhang mit den Verschiedenheiten des Schmetterlings steht. Um auch hier jede solche Vermuthung abzuschneiden, habe ich die grünen und die rothen Raupen getrennt aufgezogen und auch hier gefunden, dass die Variationen des Schmetterlings in keinerlei Beziehung zur Raupenfarbe stehen. Dreizehn Schmetterlinge aus grünen und zwei und zwanzig aus rothen Raupen zeigten keine constanten Unterschiede.

Vom 16. Juni an befestigten sich die Raupen zur Verpuppung, und vom 21. Juni an bis zum 28. erfolgte die Verwandlung in die Puppe. Die Gesammtmasse der Raupen wurde nun vor der Verpuppung in zwei Loose getheilt, von denen Loos A auch fernerhin bei der gerade herrschenden Zimmertemperatur aufbewahrt wurde, während Loos B niederer Temperatur ausgesetzt wurde, um zu sehen, welche Veränderungen in der Färbung der Schmetterlinge etwa dadurch erzielt werden könnten.

Loos A.

Puppen bei gewöhnlicher Zimmertemperatur.

Die Zimmertemperatur betrug vom 9.—13. Juni 20° C oder etwas mehr, vom 14.—22. Juni 14—18° C. In dieser Zeit schlüpften 35 Schmetterlinge aus. Von diesen waren 8 entschieden var. *eleus*, die übrigen zeigten keine schwarze Bestäubung des Rothgold,

wohl aber alle breitere und tiefer schwarze Ränder und grössere schwarze Flecken als die deutschen *phlaeas*, auch als die Frühjahrsgeneration des sardinischen *phlaeas*.

Loos B.

Diese Raupen wurden bei Beginn ihrer Verpuppung in den Keller oder den Eisschrank gesetzt. Da die Verpuppung bei der Temperatur des letzteren von 6—10° C meist nicht eintrat, mussten dieselben meist wieder herausgenommen und in die etwas über 10° C betragende Temperatur des Kellers gebracht werden. Unter diesen Umständen verzögerte sich die Verpuppung sehr lange und dauerte über einen Monat (vom 22. Juni bis 25. Juli). Die Puppen blieben dann bei 7—10° C im Eisschrank, und dort schlüpften vom 27. August bis zum 16. September viele Schmetterlinge aus. Da sich indessen zeigte, dass die Feuchtigkeit des Eisschranks nicht selten das Roth ganz blassgelblich machte, so wurde ein Theil der noch übrigen Puppen ins Zimmer gebracht, wo vom 17. September bis 18. October noch 18 Schmetterlinge ausschlüpften. Die übrigen blieben im Eisschrank und schlüpften dort bei 10—11° C nach und nach aus, die meisten verkrüppelt, wenn auch sehr wenige so stark, dass man die Farben nicht hätte erkennen können. In Bezug auf die Helligkeit der Färbung war es übrigens ganz einerlei, ob die Puppen im Eisschrank oder im Zimmer ausschlüpften.

Von den 51 ausgeschlüpften Schmetterlingen sind nur 2 etwas schwärzlich bestäubt, und zwar 1 vom 27. August und 1 vom 15. September. Alle andern sind hell roth-golden und haben sehr kleine schwarze Flecke, die meisten aber einen breiten und tief schwarzen Rand, und besonders oft breitet sich das Schwarz der Flügelspitze bis zu den obersten Flecken der Fleckenbinde aus, während es sich zugleich am Vorderrand als breiter Streif gegen die Flügelwurzel hinzieht. Dies sind Charaktere, die bei deutschen Stücken nicht vorkommen; es ist ein Mischmasch von Merkmalen der südlichen und solchen der nördlichen Form, wie sie mir von Stücken, die in der freien Natur gefunden wurden, nicht bekannt sind.

Die Zeitdauer der Einwirkung niederer Temperatur lässt keine Steigerung der Wirkung durch sehr langes Verweilen in ihr erkennen. Allerdings sind die zwei dunkelsten Stücke ziemlich früh, nämlich am 27. August und 15. September ausgeschlüpft, aber am 31. August, am 5., 6., 7. und 10. September ganz helle Stücke und dann noch einmal einige etwas dunklere Stücke am 20. September.

B. Versuche mit Brut von deutschen Eltern.

3) Eier unter erhöhter Wärme aufgezogen.

Ein Mitte August 1889 in Leipzig gefangenes Weibchen legte Eier, die mir nach Lindau am Bodensee zugeschickt wurden, wo ich sie am 20. August erhielt. Da es mir unbekannt war, ob die Eier von *phlaeas* nicht etwa überwintern, hielt ich sie zuerst im ungeheizten Zimmer, welches damals nicht mehr als 10° C hatte. Dennoch schlüpfte am 27. August das erste Räupchen aus. Darauf setzte ich sämmtliche Eier in ein Treibhaus, in welchem die Temperatur zwischen 20 und 35° C schwankte, und zwar derart, dass vom Abend bis gegen 10 Uhr Morgens die Temperatur 20—26° betrug, um die Mittagsstunden aber 25—35° C. Die Räupchen schlüpften nun alle aus, 5 am 27., 20 am 28., 9 bis zum 31. August.

Am 12 September siedelte ich nach Freiburg über und setzte die 35 Raupen auf lebenden Rumex acetosella-Pflänzchen in einen besonders dafür hergerichteten erwärmbaren Zwinger, den ich Brutzwinger nenne. Die Temperatur in demselben wurde auf 27—29° C gehalten und für Feuchtigkeit der Luft durch verdunstendes Wasser Sorge getragen.

Die Verpuppung erfolgte ebenfalls im Brutzwinger, und zwar erhielt ich:

am	15.	September	1 Puppe	bei	27° C
„	19.	„	6 Puppen	„	27° C
„	20.	„	1 Puppe	„	29° C
„	21.	„	6 Puppen	„	30° C
„	22.	„	6 „	„	30° C
„	23.	„	3 „	„	33° C
„	24.	„	2 „	„	30° C

zusammen: 25 Puppen.

Diese Puppen ergaben 24 Schmetterlinge, und zwar:

am	19.	September	1 Schmetterling	bei	27° C
„	23.	„	1 „	„	33° C
„	25.	„	5 „	„	24° C
„	26.	„	3 „	„	29° C
„	27.	„	5 „	„	37° C
„	28.	„	4 „	„	37° C
„	29.	„	3 „	„	38° C
„	5.	October	1 verkrüppeltes Stück.		

zusammen: 24 Schmetterlinge.

Die 25. Puppe schlüpfte nicht aus und erwies sich später als vertrocknet; einer der Schmetterlinge vom 26. September entwischte.

Man bemerkt, dass die Temperatur im Brutzwinger allmählich gesteigert wurde, und zwar von 24 ° C am 25. September auf 38 ° C am 29. September. Einer noch höhern Temperatur werden auch die Puppen Siciliens und Griechenlands selten ausgesetzt sein, da sie sich an schattigen Stellen, unter und an Steinen etc. verpuppen, wo sie nicht oft von den Sonnenstrahlen getroffen werden.

Von diesen 23 Schmetterlingen gleichen mindestens 8 Stück genau dem gewöhnlichen deutschen *phlaeas*, so dass also an ihnen die erhöhte Temperatur spurlos vorüber gegangen ist. Zwei Stücke können als var. *eleus* bezeichnet werden, da sie so stark schwarz bestäubt sind wie viele Stücke der in Neapel aufgezogenen Schmetterlinge der dunkelsten Varietät. Beide Stücke sind vom 27. September, d. h. vom vorletzten Tag der ganzen Ausschlüpfperiode und waren also bei weitem nicht der höchsten Temperatur (37—38 ° C) unmittelbar vor ihrem Ausschlüpfen ausgesetzt gewesen, sondern nur einer Temperatur von 23—29 ° C.

Dreizehn Stücke sind etwas dunkler als die gewöhnliche deutsche Form, haben den schwarzen Rand um ein weniges breiter, die schwarzen Flecken etwas grösser. Auch die schwarze Bestäubung des *eleus* ist vorhanden, wenn auch in meist sehr geringem Grade und hauptsächlich nur auf der hintern Hälfte des Vorderflügels von der Wurzel her gegen die Fleckenbinde hin. Eine scharfe Grenze zwischen diesen Stücken und den unveränderten 8 zuerst aufgeführten ist nicht zu ziehen, und man kann darüber zweifelhaft sein, ob nicht noch mehr als 8 Stücke zu der ersten Gruppe zu zählen sind.

C. Resultate der Versuche.

Die erste Frage, welche zu stellen wäre, ist die: Beeinflusst die Temperatur, welche auf die Puppe einwirkt, die Färbung des Schmetterlings? Sie kann unbedenklich bejaht werden. Die Eier neapolitanischer Schmetterlinge gaben viel zahlreichere schwarzbestäubte Schmetterlinge in Neapel, als wenn sie in Freiburg i. Br. bei gewöhnlicher Sommertemperatur im Zimmer aufgezogen wurden, und sie gaben Schmetterlinge ohne jede schwarze Bestäubung, wenn die Puppen bei 6—10 ° C gehalten wurden. Umgekehrt gaben Eier norddeutscher *phlaeas*-Weibchen, wenn ihre Puppen bei 24—38 ° C ausgesetzt wurden, einige wenige schwarzbestäubte Stücke, denjenigen der neapolitanischen *eleus*-Stücke ganz ähnlich.

Dass die Temperatur diese Veränderungen nur während der Puppenzeit hervorruft, ihre Einwirkung während der Larvenzeit aber ohne Einfluss auf die Schmetterlingsfärbung bleibt, wird durch Versuch 2 A und B bewiesen, insofern die Neapler Raupen alle bei derselben Zimmertemperatur aufgezogen wurden und, erst bei oder nach ihrer Verpuppung verschieden behandelt, so stark abweichende Färbungen bei Loos A und Loos B ergaben. Es wäre deshalb auch zur Erhaltung von Sommerformen unnöthig gewesen, die Eier deutscher Schmetterlinge von Anfang an und während der ganzen Raupenzeit bei erhöhter Temperatur zu halten; es war dies aber schon deshalb nothwendig, um die Raupen noch im Spätherbst zur Verpuppung zu bringen, was bei der geringen, für den Versuch zu Gebote stehenden Zahl von Thieren sehr wünschenswerth erscheinen musste. Wären die Raupen bei niedriger Temperatur aufgezogen worden und erst die Puppen in den Brutofen gebracht worden, so würde das Resultat genau dasselbe gewesen sein. Damit stimmen auch die Resultate von MERRIFIELD, welche später besprochen werden sollen.

Die zweite Frage ist schwerer zu beantworten; sie lautet: Ist die Wirkung der Temperatur auf die Färbung des Schmetterlings erblich geworden?

Auf den ersten Blick möchte man mit einem entschiedenen „Nein" antworten, wenn man allein bedenkt, dass sowohl in Sicilien (nach ZELLER) als in Sardinien nach selbst gefangenen Stücken die Frühjahrsgeneration ebenso rein rothgolden ist wie bei uns, während die Sommergeneration mehr oder weniger dunkel ist. Dürften wir annehmen, dass die beiderlei Färbungen Anpassungen wären und irgend einen Nutzen für die Thiere brächten, dann liesse es sich durch die Annahme von zweierlei Determinanten im Keimplasma der Thiere erklären. Allein dafür lässt sich nichts anführen, ich wenigstens vermag nicht einzusehen, welchen Nutzen die dunklere Färbung der Sommerform etwa gewähren könnte. Das will freilich nicht viel sagen bei der geringen Einsicht, die wir in die biologischen Verhältnisse der Schmetterlinge haben, aber fürs erste werden wir doch gezwungen sein, die Schwärzung des *phlaeas* durch Wärme als directe Wirkung der letztern anzusehen und nicht als blosse Auslösung einer zweiten Färbungsanlage. Thun wir aber das, so scheint die reine Feuerfarbe der ersten Brut in Sicilien und Sardinien zu beweisen, dass nichts von der schwarzen Bestäubung der Sommerform sich dem Keim erblich eingeprägt hat.

Dennoch würde ich dies für einen vorschnellen Schluss halten.

Sehen wir den Versuch II etwas genauer an, so kann es keine Frage sein, dass die Brut neapolitanischer Schmetterlinge, bei gewöhnlicher Temperatur in Freiburg aufgezogen und als Puppen gehalten, im Allgemeinen viel dunklere Stücke ergab, als die Brut deutscher Schmetterlinge unter gleichen Verhältnissen gethan haben würde, ja viel zahlreichere dunkle Stücke, als die Brut norddeutscher Schmetterlinge selbst dann ergab, als ihre Puppen andauernd einer hohen Temperatur ausgesetzt wurden. Unter 23 Schmetterlingen waren nur 2 *eleus*-Form, d. h. ungefähr 8 Proc., während unter den 35 Schmetterlingen aus neapolitanischer Brut 8 entschieden *eleus*-Färbung besassen, d. h. 22 Proc.; und dabei ist noch zu berücksichtigen, dass die letztern nur bei Zimmertemperatur, die erstern aber bei hoher Bruttemperatur ihren Puppenzustand durchliefen. Das lässt keine andere Erklärung zu als die einer grössern erblichen Anlage der neapolitanischen Brut zur Schwarzfärbung, einer weit geringern Anlage dazu bei der deutschen Brut.

Da nun ferner die direct verdunkelnde Wirkung der Wärme unleugbar ist, so liegt die Annahme nahe, die grössere Neigung der neapolitanischen Brut zum Schwarzwerden beruhe auf einer dauernden Veränderung des Keimplasmas durch die in jedem Sommer von neuem einwirkende Wärme, die geringere Neigung zum Schwarzwerden bei der deutschen Brut auf der seit zahlreichen Generationen einwirkenden niedrigeren Sommertemperatur. Dies ist keineswegs ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften, wenigstens liegt keine Nöthigung vor, ihn so aufzufassen. Wir brauchen uns nicht vorzustellen, die durch Sommerwärme hervorgerufene Schwarzfärbung der Flügel habe sich vom Flügel aus durch den Körper auf die Keime in den Fortpflanzungszellen des betreffenden Thieres übertragen — eine Vorstellung, die kaum gedacht werden kann —, sondern wir werden annehmen dürfen, dass die Wärme zu gleicher Zeit die Flügelanlagen in der Puppe und die Keime in ihren Fortpflanzungszellen traf und dass in beiden Elemente enthalten waren, welche sich in ähnlicher Weise dadurch veränderten.

Mir scheint, dass dieser Fall nicht wenig zu Gunsten der von mir gemachten Annahme spricht, nach welcher der Keim vorgebildete Bestimmungsstücke der einzelnen Elemente enthält, welche später den Körper zusammensetzen: „Determinanten“. Von dieser Annahme aus erklärt sich das Verhalten von *phlaeas* einfach, wie ich bereits an einem andern Ort dargelegt habe. Dieselben Determinanten, welche die verschiedenen Schuppen des Flügels bestimmen, finden sich

im Keimplasma der Fortpflanzungszellen und in der Flügelanlage der Puppe, und es liegt nahe, anzunehmen, dass sie an beiden Orten von der Wärme getroffen und in gleicher Weise, wenn auch nicht gleich stark beeinflusst werden. Dass die Intensität der Abänderung verschieden ist, müssen wir daraus schliessen, dass bei allen bekannten südlichen Colonien von *phlaeas* die Frühlingsform noch rothgoldig ist. Die Wirkung auf die betreffenden Schuppen-Determinanten des Keimplasmas muss also eine sehr langsame sein, und die Veränderung, welche durch Wärme gesetzt wird, nicht eine solche, welche unter jeder Bedingung zur Bildung schwarzer Schuppen führt, sondern eine derartige, dass die Bildung schwarzer Schuppen nun leichter, auch schon bei geringerer Hitze vor sich geht.

Auf diese Weise kann man es verstehen, dass zwar immer noch rothgoldige *phlaeas* im neapolitanischen Frühling fliegen, dass aber schon bei leichter Wärme (Zimmertemperatur des deutschen Sommers) viele *eleus*-Stücke aus den Puppen neapolitanischer Herkunft hervorgehen.

D. Vergleich der erhaltenen Resultate mit denjenigen von Merrifield.

Der vorzügliche englische Entomologe F. Merrifield [1]) hat eine Reihe von Versuchen mit *Chrysophanus phlaeas* gemacht, die ich in Kürze hier wiedergeben will. Sie stehen in erfreulicher Uebereinstimmung mit den meinigen.

In England gefangene *phlaeas*-Weibchen legten Eier, aus welchen 70 Puppen erzogen wurden. Ein Theil derselben wurde bei 27—30° C gehalten und ergab Stücke mit grossen schwarzen Flecken und in den meisten Fällen mit einer schwachen schwarzen Bestäubung der Vorderflügel; das rothe Band der Hinterflügel war schmal und stark gezähnt. Der andre Theil der Puppen wurde auf Eis gesetzt, d. h. 10 Wochen lang bei 4° C gehalten, dann 5 Wochen lang bei 13° C. Die Hälfte der Schmetterlinge war verkrüppelt oder starb schon vor dem Ausschlüpfen, diejenigen aber, welche ausschlüpften, waren hell goldfarbig mit kleinen schwarzen Flecken und breitem rothen Band auf den Hinterflügeln, von welchem sogar oft noch rothe Linien auf den Adern sich fortsetzten (ganz wie bei einzelnen meiner geeisten Neapolitaner).

1) F. Merrifield, The effects of temperature in the pupal stage on the colouring of Pieris napi, Vanessa atalanta, Chrysophanus phlaeas etc., in: Transact. Ent. Soc. London, 1893, p. 55.

Nimmt man diese Resultate mit den meinigen zusammen, so kann es keinem Zweifel unterliegen, dass wirklich die goldne Grundfarbe und das Schwarz in directer Abhängigkeit von der Höhe der Temperatur stehen, welche während der Puppenzeit einwirkt.

Sehr interessant scheint mir besonders der letzte Versuch von Merrifield, in welchem er einen Theil seiner Puppen zuerst 10 Wochen lang auf Eis hielt und dann in 30° C brachte, denn diese Puppen ergaben nach 5—6 Tagen Schmetterlinge der Sommerform mit schwarzer Bestäubung und schmalem Kupferband der Hinterflügel. Daraus folgt, dass nur die letzten Tage der Puppenzeit entscheidend für diese Färbungsunterschiede sind, dass weder die Larven- noch auch die ganze erste Puppenperiode dabei in Betracht kommt. Dass die Temperatur zur Raupenzeit keinen Einfluss darauf hat, konnte man auch aus meinem Versuch No. II schliessen, da in diesem die Raupen bei derselben Temperatur gehalten wurden und dennoch sehr verschiedene Schmetterlinge ergaben, je nachdem die Puppen der Kälte oder der Wärme ausgesetzt wurden. Dass aber erst in den letzten 5—6 Tagen der Puppenentwicklung die Temperatur diese Färbungsunterschiede hervorruft, bestätigt den schon Anfangs gezogenen Schluss, dass es sich hier nicht um die Auslösung einer von zwei verschiedenen Entwicklungsanlagen handelt, sondern um Modificationen chemischer Vorgänge in der Farbenbildung der Schuppen.

Wenn es aber auch feststeht, dass hohe Wärme Verdüsterung, mässige Kälte Aufhellung der Farbe hervorruft, so ist doch damit der ganze Vorgang noch nicht erschöpft, sondern es muss anerkannt werden, dass Localrassen bestehen, welche stärker oder weniger stark auf die Einwirkung der Kälte oder der Hitze reagiren, und diese Localrassen entsprechen in ihrer Reactionsweise dem Klima, in dem sie leben, d. h. die Rassen warmer Klimate sind stärker der Wirkung der Wärme zugänglich als solche kälterer Klimate. Das scheint mir aus meinen Versuchen hervorzugehen, wenn freilich auch Zweifel aufgeworfen werden könnten, da jeder der Versuche nur ein Mal gemacht wurde und man ja zugeben muss, dass es unmöglich ist, in den Versuchen ganz die natürlichen Bedingungen des im Freien sich entwickelnden Thieres zu treffen. Man kann auch nicht genau den Wechsel der Tages- und Nachttemperatur, noch auch genau den Feuchtigkeitsgrad der Luft im Freien herstellen, es wäre also an und für sich denkbar, dass, wenn man das Alles genau nachahmte, man aus jeder deutschen oder auch polaren *phlaeas*-Puppe einen ebenso dunkeln *eleus*-Schmetterling hervorgehen lassen könne, wie aus einer neapoli-

tanischen. Die Resultate meiner Versuche B widersprechen indessen diesem Verdacht, da sie zeigen, dass die neapolitanischen Puppen bei gewöhnlicher deutscher Zimmertemperatur einige recht schwarze *eleus* lieferten und viele Stücke, die zwar roth, aber doch alle mit tieferm Schwarz und grössern schwarzen Flecken versehen sind, als der deutsche *phlaeas* sie in der Regel aufweist. Auch die auf Eis gehaltenen neapolitanischen Puppen gaben zwar Stücke, die in Kleinheit der schwarzen Flecke fast den lappländischen gleich kamen, dagegen aber doch viel tieferes Schwarz der Randbinde und vor allem öfters einen breiten schwarzen Vorderrand aufwiesen, wie er weder bei diesen noch bei deutschen Stücken vorkommt.

Meine Erklärung dieser Verschiedenheit der erblichen Anlage bei südlichen und nördlichen *phlaeas*-Colonien habe ich schon kurz gegeben und ausführlicher in meinem Buch „Das Keimplasma, eine Vererbungstheorie“ [1]) begründet.

E. Vom Klima unabhängige Zeichnungselemente bei *phlaeas*.

1) Die blauen Flecke.

Es ist längst bekannt, dass manche Stücke von *phlaeas* kleine hellblaue Flecke auf der Oberseite der Hinterflügel am Saum tragen und zwar sowohl beim Weibchen als beim Männchen. Es können ihrer bis zu vier Flecke vorhanden sein, oft aber ist der eine oder andere der Flecke nur durch einige zerstreute blaue Schuppen angedeutet, manchmal nur durch eine einzige, und nicht selten ist überhaupt keine Spur der Flecke zu sehen.

Vergleicht man nun die Stücke aus dem Süden mit denen aus dem Norden, so ergiebt sich, dass wohlausgebildete Flecke überall vereinzelt vorkommen, Andeutungen überall häufig sind, dass aber kein Zusammenhang zwischen dem Klima und dem Ausbildungsgrad der blauen Flecke besteht. Zum Beleg seien einige Fälle hier mitgetheilt.

A. Wohl entwickelte 3—5 blaue Flecke zeigten folgende Stücke meiner Sammlung:

1 Stück aus Lappland,
1 „ „ Sardinien, Frühjahrsgeneration,
1 „ „ Corsica, Sommergeneration,
1 „ „ Lindau, Sommergeneration,
3 „ „ Japan, Sommergeneration,

1) Jena 1892, p. 523.

8 Stück aus Japan, Frühlingsgeneration,
2 „ „ Neapel, in Freiburg bei Zimmertemperatur aufgezogen,
3 „ „ „ Puppen bei 7—10° entwickelt.

B. Schwache Andeutungen der Flecke, d. h. blaue Schuppen in geringer Zahl und mehr oder weniger zerstreut stehend zeigten:

1 Stück aus Lappland,
3 „ „ Sardinien, Frühlingsgeneration,
10 „ „ Genua, Sommergeneration,
3 „ „ Griechenland, Sommergeneration,
2 „ „ Berlin,
4 „ „ Lindau,
12 „ „ Leipzig, Puppen bei 27—31° C,
28 „ „ Japan, Sommergeneration,
14 „ „ „ Frühjahrsgeneration,
14 „ „ Neapel, in Neapel aufgezogen, Sommergeneration,
23 „ „ „ in Freiburg aufgezogen bei Zimmertemperatur,
6 „ „ „ bei 7—10° C entwickelt.

Die schönsten und grössten blauen Flecke haben einige Japaner der Sommergeneration und der Frühlingsgeneration, 1 Sardinier der Frühjahrsgeneration und 1 Lappländer.

C. Ohne Spur von Blau waren:

1 Stück aus Genua (*eleus*),
1 „ „ Griechenland (*eleus*),
3 „ „ Lindau, Sommergeneration,
8 „ „ Leipzig, bei 24—30° gehalten,
7 „ „ Japan, Frühlingsgeneration.

Die blauen Flecke sind also individuelle Variationen, welche überall und unter den verschiedensten Temperaturen gebildet werden, oft nur schwach und noch öfter nur andeutungsweise als einzelne blaue Schuppen auftreten. Wie sie zu erklären sind, ist fraglich, möglicher Weise als Reste einer frühern Zeichnung, die im Verschwinden begriffen ist, möglicher Weise auch als ein neu sich festsetzender Charakter.

2) Die rothe Binde auf der Unterseite der Hinterflügel.

Auf dem graubräunlichen Grunde der Unterseite der Hinterflügel finden sich bei allen *phlaeas*-Stücken, soweit ich sehe, ziegelrothe

Linien längs des Saumes, die in den Büchern als „verschwommene röthliche Mondflecke“ angeführt werden. Sie sind auch wirklich sehr oft als einzelne „Mondflecke“ in Zelle 1—5 deutlich, oft aber verbinden sie sich auch zu einer fast zickzackförmig verlaufenden Linie, von welcher aus einwärts sich das Roth zu einem schmalen oder verwaschenen Band ausbreitet.

Diese rothe Zeichnung variirt, aber, wie es scheint, unabhängig von der Temperatur, mehr local, also so, dass die Individuen bestimmter Gegenden alle nahezu die gleiche Ausbildung derselben aufweisen. So haben alle meine Japaner der Sommerbrut, 72 Stück, eine breite und lebhaft ziegelroth gefärbte Binde, im Gegensatz zu den Stücken aller andern Länder, die ich vergleichen kann. Felder gründete wohl auf diese Eigenthümlichkeit seinen *Polyommatus chinensis*. Ich fand diese Binde bei keiner andern Colonie der Art wieder, die Stücke aus Norddeutschland haben immer nur eine schmale rothe Linie oder getrennte Randmonde, die bald stärker, bald schwächer ziegelroth sind, auch die Lappländer haben diese Linie sehr deutlich, ebenso süddeutsche und Berliner Stücke, und auch die meisten *eleus*-Stücke aus Griechenland, Corsica und Genua. Mitunter auch ist das Roth sehr matt, doch habe ich es nie ganz vermisst. Am schwächsten in der Farbe und am verwaschensten in der Zeichnung sind die Monde bei denjenigen meiner Neapler Stücke, welche als Puppen der Kälte ausgesetzt gewesen waren, und in so weit scheint also die Ausbildung dieses Charakters mit der Temperatur zusammenzuhängen, wenn nicht die Verwaschenheit dieser Monde Folge der hohen Feuchtigkeit im Eisschrank ist. Die Zeichnung wird bei vielen Schmetterlingen im Eisschrank verwaschen, nicht bloss bei *phlaeas*, sondern auch bei *Vanessa urticae* und *levana* und andern Puppen, welche lange im Eisschrank gewesen waren; alle gaben öfters Schmetterlinge mit verwaschener Zeichnung.

3) Die Schwänzchen der Hinterflügel.

Ein kurzes Schwänzchen auf Rippe 2 der Hinterflügel und eine spitze Ausziehung des Afterwinkels wird als ein Charakter von *eleus* angegeben, doch ist er nicht auf diese Form beschränkt, sondern kommt auch gelegentlich bei der rein rothgoldenen Form vor, wenn auch seltner. Man kann etwa drei Grade der Ausbildung des Schwänzchens als stark, mittel und schwach aufstellen, die bei meinen Stücken in folgender Vertheilung vorkamen:

I. Gefangene Stücke:

1) Starkes Schwänzchen hatten Stücke
von: Lindau 1 Stück,
„ Freiburg 1 Stück,
„ Berlin 1 (*eleus*),
„ Sardinien Gener. I: 1 Stück,
„ Genua Gener. II: 11 Stück (meist *eleus*),
„ Griechenland 2 (*eleus*),
„ Sicilien 1 (*eleus*),
„ Japan, Sommergeneration, viele (genaue Zahlen sind nicht anzugeben wegen Verflogenheit vieler Stücke).

2) Mittleres Schwänzchen hatten:
von Lindau 1 Stück,
„ Freiburg 1 Stück,
„ Sardinien 1 Stück Gener. 1,
„ Griechenland 1 Stück (*eleus* ♀),
„ Japan viele der Gener. II,
„ „ einige der Gener. I.

3) Schwache Andeutungen des Schwänzchens, resp. kein Schwänzchen hatten:
von Lappland 2 Stücke,
„ Sardinien 2 Stücke der Gener. I,
„ Japan viele der Gener. I.

Aus diesen Daten erkennt man schon, dass in der That das Schwänzchen öfter bei der Sommergeneration und in heissem Klima vorkommt als bei der Frühjahrsgeneration und im nördlichen Klima. Die oben mitgetheilten Versuche aber geben noch entschiedeneren Aufschluss.

II. Gezogene Stücke.

1) Die in Neapel aufgezogenen neapolitanischen Stücke zeigten 30 Mal den Charakter stark, 2 Mal mittel, kein Mal schwach.

2) Die in Freiburg bei Zimmertemperatur aufgezogenen neapolitanischen Raupen ergaben 8 stark, 13 mittel bis schwach.

3) Die in Freiburg im Eisschrank entwickelten neapolitanischen Puppen ergaben 15 Stücke mit mittlerem bis schwachem Schwänzchen und 11 Stücke mit ganz fehlendem.

Somit scheint die Ausprägung dieses Charakters mit der während der Puppenentwicklung einwirkenden Wärme in Zusammenhang zu stehen, indem er in geradem Verhältnis mit der Wärme zunimmt.

II. Versuche mit Pieris napi.

1887.

Fünf in der Nähe von Freiburg (bei St. Peter) gefangene Weibchen legten eine Menge Eier auf Sisymbrium alliaria unter Gazebeutel am 8. Juni 1887. Das Ausschlüpfen der Räupchen erfolgte bei 21—22° C am 14. Juni und die an Sisimbryum fressenden Raupen verpuppten sich bei 21—22,5° C im Zimmer vom 30. Juni bis 2. Juli.

Die Puppen wurden in zwei Loose gesondert:

Napi-Versuch I.

Die Puppen blieben zuerst in Sommertemperatur bei 22—25° C im Zimmer, bei welcher das Ausschlüpfen schon nach 9 Tagen erfolgt sein würde, wie durch Versuch mit einer Puppe festgestellt wurde. Um nun zu entscheiden, ob die Verwandlung der Sommerform in die Winterform auch dann noch erfolge, wenn die Kälte erst in den letzten Tagen der Puppenzeit, also zur Zeit der Farbenbildung, stattfinde, wurden 45 Puppen am 7. Juli, also 6—8 Tage nach erfolgter Verpuppung, in den Eisschrank gebracht. Die Entwicklung wurde nun verzögert durch die 7—11° C betragende niedere Temperatur, allein von den 35 Schmetterlingen, welche vom 13. bis 22. Juli im Eisschrank ausschlüpften, waren 26 von ausgeprägter Sommerform, nur 10 zeigten stärkere grüne Aderbestäubung unten[1]), ohne jedoch die übrigen Charaktere der Winterform zu besitzen, mit Ausnahme der tief schwarzen Bestäubung der Flügelwurzeln auf der Oberseite, welche sich bei allen 6 ♂♂ vorfindet, während Flügelschnitt, bedeutendere Grösse der Flügel und weisse Bestäubung des Hinterleibes sie als Sommerform kennzeichnen. Eine ganz gleiche Vermischung der Charaktere besitzt übrigens das im Zimmer verpuppte und bei 22—25° C entwickelte Stück.

Am 24. Juli wurden die noch nicht ausgeschlüpften Puppen in den Brutofen gebracht, bei 29,2° C, es schlüpften jedoch nur noch 3 Schmetterlinge der Sommerform am 25. aus, die übrigen liessen

1) Wie solches sich auch genau ebenso bei einem Stück fand dessen Puppe bei 25° C sich entwickelt hatte.

sich erst im folgenden Jahr zum Ausschlüpfen herbei. Sie wurden im Keller überwintert und im April ins Zimmer gesetzt. Dort schlüpften vom 29. April bis 2. Juni 1888 noch 12 Schmetterlinge aus, alle von exquisiter Winterform; alle kleiner als die im Jahre 1887 ausgeschlüpften Stücke derselben Brut.

Napi-Versuch II.

Eine Anzahl der Puppen wurde unmittelbar nach erfolgter Verpuppung in den Eisschrank gesetzt bei ungefähr +9° C.

A. Vier derselben, am 28. Juni eingesetzt, blieben darin vom 29. Juni bis zum 23. Juli, meist bei 9° C, doch schwankte die Temperatur zwischen 7 und 11° C, erreichte aber beide Extreme nur selten. Im Eisschrank schlüpfte keine dieser Puppen aus, obwohl sie 24—25 Tage darin blieben und die längste Puppendauer der in demselben Eisschrank aufbewahrten Puppen von Loos A höchstens 26 Tage betrug, mindestens aber 11 Tage und bei den meisten weniger als 20 Tage. Alle vier Puppen waren am 23. Juli noch schön grün, wie unmittelbar nach der Verpuppung, d. h. die Farben des Schmetterlings waren noch nicht gebildet. Nachdem sie dann zuerst auf einige Stunden ins Zimmer bei 22° C, dann in den Brutofen bei 30—31° C gebracht worden waren, entwickelten sie sich rasch und schlüpften nach 3 Tagen (am 26. und 27. Juli) aus, alle 4 als nicht sehr scharf ausgeprägte Winterformen (die Aderbestäubung der Unterseite der Hinterflügel schwächer als gewöhnlich).

B. Zwölf kürzlich verpuppte und zwei bereits zur Verpuppung angesponnene Raupen wurden am 2. Juli in den Eisschrank bei durchschnittlich +9° C gesetzt. Auch diese blieben im Aussehen unverändert, theils grün, theils strohgelb; so noch am 20. Juli. Am 18. August schlüpfte 1 ♂ aus als entschiedene Winterform; alle übrigen Puppen überwinterten im kalten Zimmer und schlüpften im Frühjahr 1888 alle als ausgeprägte Winterform aus und zwar

2 ♂♂	am	3. April
1 ♂	„	22. April
1 ♂	„	10. Mai
1 ♀	„	20. Mai
1 ♀	„	23. Mai
1 ♀	„	27. Mai
2 ♀♀	„	2. Juni
1 ♀	„	7. Juni
1 ♀	„	26. Juni

11 Schmetterlinge

Resultate der Versuche mit *Pieris napi*.

Der Versuch I zeigt in erster Linie, dass niedrige Temperatur die Umwandlung in die Winterform nicht mehr zu Stande bringt, wenn die Puppen erst kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen ihr ausgesetzt werden. Ferner aber beweist er, was für andere saison-dimorphe Arten durch viele Beobachter, EDWARDS, MERRIFIELD, mich selbst u. A. bereits bekannt war — dass es Individuen giebt, die sich durch Wärme nicht treiben lassen. Ein kleiner Theil der Puppen (12 Stück) reagirte nicht auf die Wärme des Brutofens, sondern überwinterte und gab dann die Winterform.

Versuch II beweist noch einmal, dass die Entscheidung darüber, ob der Schmetterling das Sommer- oder Winterkleid annimmt, bei dieser Art wenigstens, durch die unmittelbar nach der Verpuppung einwirkende Temperatur bestimmt wird. Alle Puppen dieses Looses gaben die Winterform nicht so scharf ausgeprägt, wenn sie nach 24tägiger Abkühlung im Eisschrank dann im Brutofen getrieben wurden, als wenn sie bis zum Herbst in niederer Temperatur blieben und dann im Kalten überwinterten.

Versuche mit *Pieris napi* var. *bryoniae*.

Bryoniae-Versuch I.

Herr Pfarrer HAURI in Davos, der treffliche Schmetterlingskenner, hatte die Güte, mir eine Anzahl bei Davos in Graubündten gefangene Weibchen von *bryoniae* per Post hierher nach Freiburg i. Br. zu schicken [1]). Mehrere davon kamen am 27. Juni 1887 noch lebend an und wurden unter einem Gazenetz auf blühenden Raps gesetzt, auf den sie bald zahlreiche Eier ablegten. Bei 26° C im Zimmer entwickelten diese sich rasch, und die Räupchen, die von gewöhnlichen *napi* nicht zu unterscheiden waren, frassen gierig an Raps und später an gewöhnlichem Gartenkohl.

1) Ich möchte nicht versäumen, dem genannten Herrn hier auch öffentlich meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die wiederholten Sendungen lebender *bryoniae*-Weibchen, durch welche allein ich in den Stand gesetzt wurde, die nachfolgenden Züchtungsversuche anzustellen.

Die Verpuppung erfolgte vom 16. bis 25. Juli.

Bekanntlich fliegt in den Alpen nur eine Generation von *bryoniae*, und es sollte zuerst festgestellt werden, ob etwa die Temperatur des Tieflandes einen Theil der Schmetterlinge zur Entwicklung brächte. Obwohl während des ganzen Juli und August grosse Wärme herrschte und die Zimmertemperatur meist über 20° C betrug, so schlüpfte doch keine von 24 Puppen aus in diesem Sommer. Sie wurden alle im kalten Zimmer überwintert und gaben im Frühjahr 1888 vom 26. April bis 7. Juni 24 Schmetterlinge, 12 ♂♂ und 12 ♀♀, alle völlig normale *bryoniae*.

Bryoniae-Versuch II.

Am 17. Juli wurden 25 Individuen derselben Zucht wie Versuch I, theils kurz vor, theils kurz nach ihrer Verpuppung in den Brutofen gebracht, dessen Temperatur um 29° C schwankte, nie unter 26° C fiel und nicht über 31,6° C stieg.

Schon am 23. Juli schlüpfte ein ♂ aus, von der ersten in den Brutofen gebrachten Puppe herrührend, also schon nach 7 Tagen Puppenruhe. Dieser Schmetterling trägt die Charaktere der Sommerform von *napi* an sich; die grüne Bestäubung der Adern auf der Unterseite der Hinterflügel ist sehr schwach und ebenso die schwarze Bestäubung der Flügelwurzeln oben, dagegen sind die Spitzen der Vorderflügel oben matt und verwaschen grau, also der Winterform und auch der var. *bryoniae* ähnlich; die für die ♂♂ von *bryoniae* so charakteristische schwarze Bestäubung der Flügeladern gegen den Flügelrand hin fehlt vollständig. Der Schmetterling sticht sehr von *bryoniae*-♂♂ ab. Da er der einzige seiner Art geblieben ist, indem keine der Puppen mehr im Sommer 1887 ausschlüpfte, alle vielmehr überwinterten, so kann ich den Verdacht nicht unterdrücken, es könnte sich möglicher Weise ein Ei vom gewöhnlichen *napi* mit dem Futter eingeschlichen und den Versuch verunreinigt haben. Wiederholungen des Versuches können allein darüber Sicherheit geben.

Die übrigen Puppen überwinterten, nachdem sie bis zum 30. Juli im Brutofen, dann im Zimmer gehalten worden waren, im ungeheizten Zimmer und schlüpften im Frühjahr 1888 vom 6. April bis 2. Juni sehr unregelmässig aus, im Ganzen 22 Stück, 13 ♀♀ und 9 ♂♂. Alle sind völlig normale *bryoniae*, mit einer einzigen Ausnahme:

Ein Weibchen hat zwar die gewöhnliche braun-graue Grundfarbe und auch die gewöhnliche Zeichnung der Weibchen darauf, aber diese

Färbung ist an mehreren Stellen der Hinterflügel und an einigen kleinern der Vorderflügel durch Weiss unterbrochen oder ersetzt. Der Schmetterling sieht weiss gescheckt und gesprenkelt aus, fast so, als ob man ihn mit Weiss begossen oder bespritzt hätte und die Farbenkleckse ganz unregelmässig über die Flügelfläche heruntergelaufen wären und das Braun-grau gedeckt oder aufgelöst hätten. Ich habe niemals eine solche Färbung sonst gesehen oder beschrieben gefunden.

Bryoniae-Versuch III.

Am 19. Juni 1888 erhielt ich durch die Güte des Herrn Pfarrers Hauri in Davos abermals gefangene Weibchen von *bryoniae* zugesandt, davon kamen 22 lebend an. Vom 20. Juni an legten sie Eier an Reps, und vom 26. Juni bis zum 1. Juli schlüpften die Räupchen aus. Sie wurden an in Wasser gestellten Pflanzen im Zimmer bei 17—23° C aufgezogen und am 25. Juli in zwei Loose getrennt.

Loos I, bezeichnet als Versuch IIIa, wurde bis zu erfolgter Verpuppung im Raupenzwinger bei sommerlicher (im Ganzen recht warmer) Zimmertemperatur belassen. Verpuppung vom 20.—28. Juli; trotzdem auch im August die Zimmertemperatur noch um 20° C betrug, schlüpfte doch kein Stück aus; alle Puppen wurden im warmen Zimmer überwintert und gaben im Frühjahr 1889 neun völlig normale Schmetterlinge, 3 ♂♂ und 6 ♀♀ und zwar je 1 ♂ am 23. März, 15. und 18. April und je 1 ♀ am 29. April, 25. Mai und 2 ♀♀ am 27. Mai.

Loos II, bezeichnet als Versuch IIIb, wurde am 25. Juli 1888 aus 23,8° C Zimmertemperatur in den Brutofen bei 30° C gebracht und dort belassen bis zum 19. August; die Verpuppung erfolgte genau zu derselben Zeit wie bei Loos I, nämlich vom 20. bis 28. Juli. Obgleich die Wärme des Brutofens nie unter 25° C sank und meist 29° C betrug, oft aber auch 31° und einmal 32,8° C, so schlüpfte doch kein Stück aus. Vom 19. August an wurden die Puppen wieder bei Zimmertemperatur gehalten und den Winter über im kalten Zimmer.

Das Ausschlüpfen von 32 Schmetterlingen, 23 ♂♂ und 9 ♀♀, erfolgte erst im Frühjahr 1889 und zwar:

6	♂♂	und	3	♀♀	am	23. Mai	1889
9	„	„	3	„	„	25. „	„
7	„	„	3	„	„	26. „	„
1	♂				„	7. Juni	„

Auch diese Stücke sind alle völlig normal, einige der ♀♀ heller, andere dunkler bestäubt auf der Oberseite der Hinterflügel, alle aber von der gewöhnlichen gelblichen Grundfarbe, wie sie auch die im Freien gefangenen Stücke aufweisen. Zwischen den Stücken von Loos I und II ist kein Unterschied, und die Wärme des Brutofens ist somit gänzlich einflusslos gewesen auf alle diese Stücke. Nur 1 ♂ weicht von allen übrigen ab, und zwar das enorm spät, am 7. Juli ausgeschlüpfte, denn dieses gleicht in fast allen Stücken der Sommerform von *napi*, nur die Flügelspitzen sind weniger dunkel als bei dieser.

Bryoniae-Versuch IV.

Auch im Juni 1889 erhielt ich nochmals durch die Güte des Herrn Pfarrers Hauri in Davos eine Sendung lebender *bryoniae*-Weibchen, und auch jetzt gelang es, sie zur Eiablage zu bringen. Die Räupchen schlüpften vom 23. Juni ab aus, und ich brachte sie auf ihrer Futterpflanze, wie dem Reps, gleich in den für die Aufzucht von Raupen besonders eingerichteten, heizbaren Brutzwinger bei 26—31° C. Die Aufzucht gelang ganz gut, doch dicht vor der Verpuppung am 5. Juli zeigte sich die für unsere *Pieris*-Raupen so oft verheerende Pilzkrankheit, die mir schon in meine *bryoniae*-Versuche der Siebziger Jahre verheerend eingegriffen hatte. Etwa 30 Raupen starben sofort daran, andere verpuppten sich zwar, starben aber dann ab. Der einzige Schmetterling, den ich am 7. Juli erhielt, ähnelte beinahe vollständig einem gewöhnlichen Sommerweibchen von *P. napi*, var. *napaeae*, und unterscheidet sich von ihm höchstens durch die grauen anstatt schwarzen Spitzen der Vorderflügel und durch schwarze Bestäubung der Adern 1—4 der Hinterflügel auf der Oberseite gegen den Flügelrand hin. Letzteres kommt sonst nur bei der Wintergeneration von *P. napi* vor und ist bei *bryoniae* besonders stark ausgeprägt.

Die Pilzepidemie verdankt wohl hauptsächlich der sehr feuchten und zugleich warmen Luft im Brutzwinger ihre verderbliche Kraft. Leider konnte ich den Versuch seit dem Jahr 1889 nicht wiederholen, sonst würde ich versucht haben, die Feuchtigkeit der Luft, deren man natürlich nicht ganz entbehren kann, auf ein geringes Maass herab zu setzen, zugleich auch die Raupenzucht unter gewöhnlicher Sommertemperatur durchzuführen und erst die Puppen oder die in Verpuppung begriffenen Raupen der Brutofenwärme zu unterwerfen.

Resultate der *Bryoniae*-Versuche.

Die Ergebnisse der hier mitgetheilten Versuche weichen in einem Punkte von den im Jahr 1871 mitgetheilten Versuchen ab, insofern nämlich damals keine einzige der bei 15—30° C gehaltenen Puppen in der Form *napi* ausschlüpfte, während in jedem der neuen Versuche II, III B und IV je ein Schmetterling der Sommerform von *napi* sehr ähnlich war. Wäre dieser Fall nur einmal vorgekommen, so hätte man daran denken können, ob nicht mit den Futterpflanzen zufällig sich ein Ei von *P. napi* in den Versuch eingeschlichen haben könnte oder auch ein ganz junges Räupchen. Für durchaus unmöglich möchte ich es auch so nicht erklären trotz sorgfältigem Absuchen des Futters, doch halte ich es für sehr unwahrscheinlich, weil die Einschleppung eines Eies mit dem Futter in den ersten Tagen der Aufzucht hätte erfolgen müssen, andernfalls würde die *napi*-Raupe weit hinter der *bryoniae*-Zucht in der Entwicklung zurückgeblieben sein; in den ersten Tagen aber ist die Futtermenge noch so klein, dass das Uebersehen eines daraufsitzenden Eies oder Räupchens kaum denkbar ist.

Es kommt aber noch dazu, dass eine der im Brutofen getriebenen Puppen von Versuch II eine Sprenkelung der Flügel mit Weiss aufzeigt, was als partieller Rückschlag auf die *napi*-Form gedeutet werden könnte. Dies würde meiner 1871 gegebenen Auffassung widersprechen, welche die Form *bryoniae* als die uralte Stammform von *napi* betrachtete. Dass sie eine sehr alte Form ist, geht schon aus ihrer Verbreitung hervor: in den Hochalpen und im hohen Norden; aber wir müssen wohl ein endgültiges Urtheil zurückhalten, bis weitere, numerisch umfassendere Versuche vorliegen werden. Wenn man auch ganz absieht von einer denkbaren Verunreinigung der Versuche, so lassen sich doch die ganz vereinzelt auftretenden *napi*-Formen noch anders als durch Rückschlag erklären. Das weiss gesprenkelte *bryoniae*-Weibchen könnte ein gemischter Zwitter sein, ähnlich den Bienenzwittern, bei welchen auch die männlichen und weiblichen Charaktere zuweilen wild durch einander geworfen erscheinen. Leider lässt sich diese Vermuthung heute nicht mehr durch anatomische Untersuchung entscheiden, da der Schmetterling getrocknet ist. Die *napi*-ähnlichen Männchen aber könnten in einer früher einmal stattgehabten Kreuzung eines *bryoniae*-Weibchens mit einem *napi*-Männchen ihren Grund haben und eben deshalb auch keine Abweichungen von *napi* aufweisen. Unmöglich wäre eine Vermischung der beiden Formen durchaus nicht, obgleich sie der Hauptsache nach sowohl zeitlich als

örtlich getrennt fliegen, aber es giebt sicherlich viele Stellen, an denen sie in beiderlei Hinsicht über einander greifen [1]). Wäre aber dies die Ursache dieser vereinzelten *napi*-Stücke in meinen Versuchen, so müssten dieselben auch ohne die Einwirkung abnorm hoher Temperatur auftreten können — so sollte man denken. — Die Frage ist offenbar noch nicht spruchreif, es müssen noch mehr Versuche mit grössern Individuenmengen angestellt, und die Aufmerksamkeit muss speciell auf diesen Punkt gerichtet werden.

III. Versuche mit Vanessa levana-prorsa.

Seit der Veröffentlichung einer Reihe von Versuchen mit dieser Art im Jahre 1875 habe ich mehrfach wieder mit ihr operirt, wie sich gerade das Material bot. Es kam mir vor allem darauf an, meine früher erhaltenen Resultate durch umfassendere und womöglich auch reinere Versuche zu prüfen. Erst nach Abschluss derselben kam ich darauf, den Saison-Dimorphismus vieler Schmetterlinge und so auch hypothetisch wenigstens den von *prorsa-levana* nicht wie bisher als directe Wirkung der Temperaturunterschiede zu betrachten, sondern als Anpassungs-Dimorphismus, dessen beide Entwicklungsanlagen nur an verschiedenen Temperaturen als Auslösungsreize geknüpft sind. Wenn die Versuche Bestätigungen für diese Auffassung liefern, so dürfte dies als ein um so unbefangeneres Zeugniss für die Richtigkeit derselben angesehen werden.

Levana-Versuch I. 1883—84.

Zahlreiche (weit über 100) Eier und Räupchen der 2. Brut wurden am 8. August gesammelt und bei gewöhnlicher Temperatur aufgezogen. Verpuppung: Anfang September.

Die Puppen wurden im geheizten Zimmer aufbewahrt und dort schlüpfte: 1 *prorsa* aus.

Vom 10. Januar 1884 an wurden die Puppen im Brutofen über Wasser bei 27—30° C. gehalten. Die Einrichtung des Ofens war indessen nicht ganz entsprechend, und die Temperatur stieg gelegentlich allzu hoch. So gingen viele Puppen zu Grunde, und viele Schmetterlinge schlüpften verkrüppelt aus. Ich erhielt:

---

1) So giebt schon Meyer-Dürr die Umgebung von Meyringen als einen Ort an, an welchem „eine förmliche Musterkarte von Uebergangsformen zwischen *napi* und *bryoniae* umherfliegt".

am	18.	Januar	5	*levana*	Alle sind ohne blaue Saumlinie der Hinterflügel
„	19.	„	6	„	
„	20.	„	2	„	
„	21.	„	3	„	
„	22.	„	2	„	
„	23.	„	3	„	
„	24.	„	1	*porima*	
„	25.	„	10	*levana*	
„	26.	„	1	„	
„	29.	„	1	„	

34 Schmetterlinge.

Von diesen 34 Stücken waren nur 15 ganz vollkommen entfaltet, 19 hatten mehr oder weniger verkrumpelte und verkrüppelte Flügel, doch so, dass man Färbung und Zeichnung erkennen kann. Das häufige Verkrüppeln ist ohne Zweifel auf die sehr feuchte Luft des Brutofens zurückzuführen, die die Puppenscheide nässt und weich macht und so das Ausschlüpfen erschwert. Um dies zu verhindern, wurden die Puppen am 1. März aus dem Brutofen herausgenommen und ins warme, später ins ungeheizte Zimmer gesetzt. Es schlüpften indessen nur noch aus:

am 24. Mai 1 reines *levana* ♀.

Levana-Versuch II. 1884—85.

Es sollte entschieden werden, ob überwinterte Puppen dadurch zur Annahme der *prorsa*-Form anstatt der *levana*-Form gezwungen werden können, dass ihre Entwicklung künstlich bis in den Sommer, d. h. also bis zur normalen Flugzeit der *prorsa*-Form zurückgehalten wird. Puppen der zweiten Brut von 1884, die Ende August und Anfang September sich verpuppt hatten, wurden deshalb im kalten Zimmer überwintert und dann — bei Beginn des Frühjahrs — am 1. März in den Eisschrank bei + 5 ° C gebracht und dort bis zum 27. Juni gelassen, von da ab aber ins Zimmer gestellt. Es schlüpften aus:

am 8. Juli 6 *levana*,
„ 10. „ 3 *levana*.

Unter diesen waren jedoch zwei Stücke, die durch grössere Ausbreitung des Schwarz auf der Oberseite eine, wenn auch schwache, Annäherung an *porima* zeigten. Die Temperatur des Zimmers während der Entwicklung war meist hohe Sommerwärme, 22—30 ° C, nur am 2. Juli war es kühler, 18,7 ° C.

Levana-Versuch III. 1886.

Es sollte festgestellt werden, ob die zweite Jahresbrut, welche gewöhnlich überwintert, durch Wärme zum Ausschlüpfen in kurzer Zeit und zur Annahme der *prorsa*-Form gezwungen werden könne.

Eier und junge Räupchen dieser Brut, im Freien am 29. Juli gesammelt, wurden im Brutzwinger bei 30—32° C aufgezogen. Viele verpuppten sich schon am 8. August, die andern etwas später. Die Puppen blieben im Brutofen bei 30—32° C. Es schlüpften aus:

am	15.	August	2	reine *prorsa*
„	16.	„	2	„ „
„	17.	„	2	„ „
„	18.	„	2	„ „
			8	reine *prorsa*

von welchen jedoch die meisten durch die starke Feuchtigkeit in der Entfaltung ihrer Flügel verhindert und dadurch mehr oder minder verkrüppelt waren. Ausserdem waren mehrere Raupen aus dem Brutofen entkommen und hatten sich irgend im Zimmer verpuppt; auch diese ergaben:

am	19.	August	5	reine *prorsa*
„	24.	„	1	„ „
„	26.	„	1	„ „

so dass also im Ganzen 15 *prorsa* erhalten wurden.

Leider konnte die weitere Frage, ob man durch so hohe Temperatur alle Individuen zur Annahme der Sommerform und zum sofortigen Ausschlüpfen zwingen kann, an diesem Versuch nicht entschieden werden, da die übrigbleibenden Puppen (etwa 50) todt waren.

Levana-Versuch IV. 1886.

Eier und junge Räupchen der zweiten Brut, am 29. Juli im Freien gefunden, wurden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur aufgezogen und verpuppten sich bei 21—22° C am 17.–22. August. Von 241 Puppen schlüpften in demselben Sommer aus:

vom 25. bis 28. August 5 *prorsa*.

Die übrigen 236 Puppen wurden im October, als ein Ausschlüpfen unter normalen Verhältnissen nicht mehr zu erwarten war, in zwei Loose gesondert:

Loos A. 150 Puppen wurden im Brutofen auf einer möglichst constanten Temperatur von ca. 27° C gehalten; sie bewegten sich

dabei häufig lebhaft, was sie bei 13° C Zimmertemperatur vorher niemals gethan hatten. Bis zum 14. Januar 1887 wurden solche Bewegungen beobachtet, später nicht mehr. Bis dahin schlüpfte kein Schmetterling aus, und die Untersuchung der Puppen am 2. März ergab, dass sie alle todt und faulig waren.

Loos B. 86 Puppen wurden bei Zimmertemperatur über Wasser aufgehoben, welche im November, December und Januar nicht über 13—14° C betrug. Dennoch schlüpften aus:

16. Februar	1887	1 ♂	*levana*	
19. „	„	2 ♂♂	„	
23. „	„	1 ♂	„	
23. „	„	1 ♀	„	
24. „	„	3 ♂♂	„	
28. „	„	2 ♂♂, 1 ♀	„	(1 verkrüppelt)
6. März	1887	2 ♂♂, 1 ♀	„	
7. „	„	1 ♀	„	
8. „	„	1 ♂	„	
9. „	„	2 ♀♀	„	
10. „	„	2 ♀♀	„	
12. „	„	1 ♂	„	
13. „	„	1 ♀	„	
15. „	„	2 ♂♂	„	
17. „	„	1 ♂, 1 ♀	„	
20. „	„	2 ♀♀, 1 ♂	„	
21. „	„	1 ♂	„	
22. „	„	2 ♂♂	„	
25. „	„	1 ♂	„	
4. April	„	1 ♂	„	

36 *levana*, 20 ♂♂, 16 ♀♀

Levana-Versuch V. 1886.

Am 16. August im Freien gefundene junge Räupchen der zweiten Brut wurden im Brutzwinger bei 30—31° C aufgezogen, vom 29. August ab wurde die Temperatur auf 27—28° C gehalten. Vom 24. August an erfolgte die Verpuppung.

Die Puppen blieben im Brutofen und dort schlüpften aus:

vom 1.—7. September: 56 *prorsa*,

einige davon mit ziemlich viel Gelb, aber keine eine wirkliche *porima*.

Levana-Versuch VI. 1886.

Am 16. August gefundene halbwüchsige Räupchen wurden ebenso behandelt, d. h. im Brutzwinger zuerst bei 30—31° C, später bei

27—28° C gehalten. Die Verpuppung erfolgte vom 20.—27. August, und es schlüpften aus:

vom 30. August bis 4. September: 14 *prorsa*,

3 davon mit viel Gelb, aber keine eine echte *porima*.

Levana-Versuch VII. 1886.

Am 16. August gefundene ältere Raupen wurden wie in V und VI behandelt, also bei 27—31° im Brutzwinger aufgezogen. Sie verpuppten sich vom 21.—23. August. Die allzu feuchte Luft des nicht ganz zweckmässig construirten Brutzwingers tödtete leider alle Puppen. Doch entwischten 3 der Raupen und verpuppten sich im Zimmer, und diese ergaben:

am 6.—10. September: 3 *prorsa* mit wenig Gelb.

Zusammenstellung und Schluss der *Levana*-Versuche V—VII.

Bei der Aufzucht von Raupen der dritten Generation im Brutzwinger wurden demnach erhalten: 73 *prorsa*-Schmetterlinge.

Bei den Versuchen V und VI blieben 35 Puppen am Leben, ohne auszuschlüpfen. Diese wurden den Winter hindurch bei Zimmertemperatur von 13—14° C aufbewahrt und ergaben:

am 9.	Februar	1887	2	*levana*	♂♂
„ 10.	„	„	1	„	♀
„ 16.	„	„	1	„	♀
„ 28.	„	„	3	„	
„ 1.	März	„	1	„	♂
			8	*levana*.	

Resultate der *Levana*-Versuche.

Alle die hier neu mitgetheilten Versuche beziehen sich auf die „dritte Schmetterlings-Generation“, d. h. auf die Brut der Sommergeneration oder die zweite Jahresbrut, die für gewöhnlich überwintert und im Frühjahr die „Winterform“ *levana* liefert. Die Art ist zweibrütig bei uns, und die Raupengeneration des Spätsommers bildet gewöhnlich die erste Schmetterlingsgeneration des folgenden Jahres. Dass ausnahmsweise in sehr heissen Sommern diese spätsommerliche Raupenbrut noch zur Verpuppung, zum Ausschlüpfen und im Süden Deutschlands wenigstens auch zur Absetzung der Eier gelangt, haben meine Versuche von 1869 gelehrt, wenn auch durch sie gewiss nicht bewiesen wird, dass diese Eier sich noch bis zur Ver-

puppung entwickeln können, dass also eine volle dritte Generation sich in den Cyclus der Art einschiebt.

Die damals angestellten Versuche schienen mir zu beweisen, dass die *prorsa*-Form sich wohl in die *levana*-Form verwandeln lasse, wenn man die Puppen in die Kälte bringt, dass aber umgekehrt die Verwandlung der *levana*-Generation in die *prorsa*-Form durch Anwendung von Wärme auf die Puppen nicht gelinge. Ich schloss daraus, dass die *levana*-Form die ältere sei, die *prorsa*-Form die jüngere, indem ich mit noch wenig klaren Begriffen über Vererbung operirte und meinte, „Rückschlag" auf die Stammform sei zwar möglich, Rückschlag aber von der Stammform auf die phyletisch jüngere Form nicht denkbar. Es fehlte damals noch an einer Theorie der Vererbung, an welche man solche Thatsachen halten und sie unter allgemeinere Vorstellungen subsumiren konnte. Heute, wo ich im Keim des Individuums verschiedene Anlagen zu jeder der beiden Schmetterlingsformen annehme, würde ich in diese Unklarheit nicht mehr gefallen sein. Damals stellte ich mir einen Cyclus so vor, dass ein und dieselbe Keimsubstanz so eingerichtet sei, dass sie einmal *levana* und das zweite Mal *prorsa* liefern müsse, dann wieder *levana* und wieder *prorsa*; heute denke ich mir zweierlei Anlagen im Keim neben einander, von welchen die eine durch Wärme zur Entwicklung ausgelöst wird, die andere durch Kälte. Nun hindert nichts mehr, dass — falls die Umstände danach sind — auf eine *prorsa*-Generation noch eine *prorsa*-Generation folgt, wie ich damals schon zeigte, dass bei Kälteeinwirkung auf die Puppe eine *levana*-Generation von einer zweiten *levana*-Generation gefolgt sein kann. Der Begriff des „Rückschlags" spielt für mich jetzt bei diesen Erscheinungen überhaupt nicht mehr mit, sondern nur der des Activwerdens der einen oder der andern Anlage. Mit dieser Anschauung von cyclischer Vererbung harmoniren die Thatsachen sehr gut, wenn es sich auch zeigt, dass die Erscheinungen nicht ganz so einfach sind, wie man danach erwarten könnte. Dies beruht darauf, dass die Temperatur nicht der einzige auslösende Reiz ist, dass vielmehr noch etwas Anderes dabei mitspielt: die Neigung zum Alterniren.

Ich hätte übrigens schon aus meinen alten Versuchen mit *levana* den Schluss ziehen können und sollen, dass der Wechsel der Formen ein relativ freier sei, denn in einem derselben (Versuch 6) war es gelungen, ein Weibchen der Sommerform *prorsa* zur Fortpflanzung zu bringen und zwar in dem heissen Sommer 1869 schon sehr früh, am 4. Juli. Aus den Eiern entwickelten sich schon nach 30—31 Tagen

die Schmetterlinge (18 Stück), und diese waren alle die *prorsa*-Form. Einer meiner Kritiker hat mir dies damals auch mit Recht entgegengehalten.

Aus den diesmal vorgelegten Versuchen geht nun zunächst hervor, dass in der That die „dritte Generation" durch Wärme zur Annahme der *prorsa*-Form bewogen werden kann, wenigstens theilweise, ja, dass nicht einmal immer eine besonders hohe Temperatur dazu gehört, damit einzelne *prorsa*-Formen entstehen.

Dies wird bewiesen durch:

Versuch I, in welchem von etwa 60 Puppen der dritten Generation, die sich Anfangs September verpuppt hatten, bei gewöhnlicher Temperatur des geheizten Zimmers doch wenigstens 1 *prorsa* entwickelte.

Versuch III, in welchem unter zahlreichen, im August (also sehr früh) verpuppten Stücken 15 *prorsa*-Schmetterlinge bis Ende August ausschlüpften.

Versuch IV, in welchem von 241 Puppen der dritten Generation Ende August bei gewöhnlicher Zimmertemperatur 5 *prorsa* ausschlüpften.

Versuch V, in welchem von Puppen der dritten Generation bei Brutofentemperatur von 27—28° C 56 *prorsa*-Schmetterlinge im Anfang September ausschlüpften.

Versuch VI, in welchem von Puppen der dritten Generation bei 27—28° C 14 *prorsa* ausschlüpften.

Versuch VII, in welchem von Puppen der dritten Generation bei Zimmertemperatur Anfang September 3 *prorsa* ausschlüpften.

Man wird aber aus diesen Versuchen nicht schliessen dürfen, dass jede Puppe der dritten Generation die *prorsa*-Form annimmt, falls sie von ihrer Verpuppung an in hohe Wärme gebracht wird. Dagegen sprechen die folgenden Ergebnisse:

In Versuch I schlüpfte nur 1 *prorsa* aus von etwa 60 Puppen, die alle unter gleicher Temperatur, d. h. im geheizten Zimmer gehalten wurden. In Versuch III schlüpften von 65 Puppen im Brutofen nur 8 als *prorsa* aus, ausserdem aber aus Raupen derselben Zucht, die sich im Zimmer verpuppt hatten, noch 7 *prorsa*. In Versuch IV erhielt ich aus 241 Puppen bei gewöhnlicher Temperatur Ende August 5 *prorsa*-Schmetterlinge, alle übrigen überwinterten.

Diese Ergebnisse lassen keine andere Deutung zu, wie mir scheint, als die Annahme, dass die Neigung der Puppen zur Entwicklung der *prorsa*-Form verschieden stark ist bei den

verschiedenen Individuen dieser dritten Generation. Man könnte diesem Schluss einwerfen, dass die Temperatur des Brutofens schwankend gewesen sei und dass die verschiedenen Individuen ungleichen Temperaturen ausgesetzt gewesen sein könnten gerade in derjenigen Entwicklungsperiode, in welcher die Entscheidung gegeben wird, ob die *prorsa*- oder *levana*-Anlage activ werden soll. Dem gegenüber ist auf Versuch V und VI hinzuweisen, bei welchen beiden die Temperatur nur sehr geringe Schwankungen machte, und bei denen es zugleich sicher ist, dass die kritische Zeit von dieser hohen Temperatur getroffen wurde, indem die Raupen schon in der Wärme aufgezogen worden waren und die Verpuppung im Brutofen selbst erfolgte. Dennoch blieben in beiden Versuchen zusammen 35 Puppen unbeeinflusst durch die Wärme, überwinterten, und 8 von ihnen gaben im Frühjahr die *levana*-Form.

Man konnte auch diesem Schluss von der individuell verschiedenen Neigung zur Annahme der Sommerform meinen Versuch vom Jahr 1869 entgegenhalten, indem dort sämmtliche Puppen der dritten Generation unter dem Einfluss der ausnahmsweise heissen Julisonne die Sommerform annahmen. Erstens aber waren dies nur 18 Stück, zweitens befanden sich unter ihnen 5 *porima*, d. h. Mittelformen zwischen *levana* und *prorsa*, und drittens wird es doch wohl von der Stärke und Ausdauer des Wärmereizes abhängen, ob die *prorsa*-Anlage activ wird, und es ist denkbar, dass bei sehr starker Wärme, wie sie damals herrschte, dies immer der Fall ist. Künstlich kann man kaum eine so hohe Temperatur, wie sie ein heisser Sommer im Freien hervorbringt, herstellen, ohne Gefahr zu laufen, die Puppen durch zu trockene oder zu feuchte Luft oder durch das Ueberhandnehmen pflanzlicher Parasiten zu zerstören. Ueberhaupt ist nie zu vergessen, dass wir die natürlichen Verhältnisse künstlich im Brutofen nicht herstellen können; schon der Wechsel zwischen Tag- und Nachttemperatur ist nicht genau nachzuahmen und noch weniger der Wind u. s. w. oder gar die directe Sonnenbestrahlung, die doch auch mit in Betracht kommt.

Ich glaube also, wir dürfen annehmen, dass in der That die dritte Generation von *levana-prorsa* im Allgemeinen die Tendenz zu längerer Puppenruhe (d. h. zur Ueberwinterung) und damit zur *levana*-Form besitzt, dass aber dieselbe verschieden stark ist bei verschiedenen Individuen und dass unter vielen Bruten stets einzelne Individuen vorkommen, welche umgekehrt die Neigung zu „subitaner" Entwicklung und zur Annahme der *prorsa*-Form in sich tragen. Solche

Individuen sind es, welche dann auch bei mittlerer Wärme (bei etwa 13—18° C) im September oder October noch *prorsa*-Schmetterlinge liefern. Offenbar aber müssen wir aus den Versuchen weiter folgern, dass eine grössere Zahl von Puppen dieser dritten Generation bei hoher Wärme umgestimmt wird und sich zu sofortiger Entwicklung unter Annahme der *prorsa*-Form bestimmen lässt. Ob es dann auch solche Individuen giebt, die auf keine Weise dazu zu bringen sind, das muss vorläufig unentschieden bleiben; dass es bei manchen nur sehr schwer erfolgt, beweisen die 5 *porima*-Stücke des Versuchs von 1869, denn in diesen haben beide Keimesanlagen, die *prorsa*- und die *levana*-Anlage, zusammengewirkt.

Ein solches Zusammenwirken kann aber, wie die Versuche lehren, noch in anderer Weise stattfinden.

Zuerst sei darauf hingedeutet, dass *porima*-Stücke zuweilen auch im Freien vorkommen und zwar im Sommer. Sie können, wenn ich nicht irre, auf zweierlei Weise zu Stande kommen: entweder so wie in dem Versuch von 1869, d. h. dadurch, dass ein ungewöhnlich heisser Sommer die dritte Generation sehr früh (Anfang Juli) beginnen lässt, so dass ihre Puppen noch unter die Einwirkung stärkster Sommerhitze gerathen. In diesem Falle werden diejenigen Individuen *porima* werden, bei welchen die Tendenz zur *levana* am schwersten durch die Wärme überwunden wird. Es kann aber die *porima*-Form wohl auch auf jene andere Weise entstehen, auf welche sie zuerst durch Dorfmeister und später durch mich künstlich hervorgebracht wurde, nämlich durch Einwirkung niederer Temperatur auf die zweite Generation. Bei dieser wird man wohl ein Vorwiegen der Neigung zur *prorsa*-Form annehmen müssen, die aber mehr oder weniger vollständig dadurch überwunden werden kann, dass zur kritischen Zeit, d. h. unmittelbar nach der Verpuppung, niedrige Temperatur einwirkt.

Aus den Versuchen scheint nun hervor zu gehen, dass auch in spätern Perioden der Entwicklung der Puppen noch immer ein gewisser Einfluss durch Temperatur auf die Färbung des Schmetterlings ausgeübt werden kann. Versuch II zeigt wenigstens, dass Puppen der dritten Generation von Ende August und Anfang September, welche nicht nur den Winter über im Kalten verbrachten, sondern auch das ganze Frühjahr hindurch mittelst Kälte an weiterer Entwicklung gehindert wurden, im Juli zwar die *levana*-Form gaben, aber in einigen Stücken doch mit schwacher Annäherung an *porima*. Jedenfalls hat selbst hohe Wärme auf Puppen der dritten Generation, die einmal

einige Wochen gelegen haben, ohne sich zu entwickeln, in der Regel sehr geringe Wirkung: sie geben alle die *levana*-Form, wenn auch oft etwas gegen *porima* sich neigend, so die 34 Schmetterlinge des Versuchs I, welche durch Wärme getrieben schon Ende Januar ausschlüpften.

Sehen wir von jeder Theorie ab, so sind die Thatsachen, kurz zusammengefasst, die folgenden:

levana und *prorsa* folgen sich im Freien bei uns in regelmässigem Cyclus derart, wie es schon lange bekannt ist, *levana* tritt im April, *prorsa* im Juni auf. Durch Einwirkung von Kälte gleich nach der Verpuppung lässt sich die zweite Generation bestimmen, mehr oder weniger die Gestalt der ersten, d. h. die *levana*-Form anzunehmen, allein die Neigung zur *prorsa*-Form ist bei dieser Generation stärker, und es gelingt nicht, jedes Individuum zur *levana* zu machen. Umgekehrt hat die dritte Generation in der überwiegenden Mehrzahl der Individuen eine starke Neigung zum Ueberwintern und zur *levana*-Form. Es finden sich aber einzelne Individuen, welche auch ohne Einwirkung höherer Temperatur sich sofort zur *prorsa* ausbilden, und von den übrigen können die meisten durch Einwirkung hoher Temperatur auf die frische Puppe zu einer mehr oder minder reinen *prorsa* bestimmt werden. Mittelformen, sog. *porimae,* entstehen überall da, wo eine Generation im Beginn ihrer Puppenperiode von der ihr nicht adäquaten Temperatnr getroffen wird, also bei der zweiten Generation durch ungewöhnliche Kühlheit, bei der dritten durch ungewöhnliche Wärme.

Die theoretische Betrachtung dieser Thatsachen verschiebe ich auf den allgemeinen Theil.

IV. Versuche mit Pararga egeria und var. meione.

Die in unsern Wäldern in zwei ganz gleich gefärbten Generationen fliegende Satyride *Pararga egeria* L. kommt bekanntlich im Süden Europas in einer goldig-braunen statt weisslich-grauen Form vor, die als var. *meione* beschrieben wurde. In meiner alten Schrift vom Jahr 1875 sind beide Formen auf tab. 2, fig. 23 und 24 abgebildet, und es ist auch dort schon angegeben, dass die extreme *meione,* wie sie in Corsica, Sardinien und Sicilien fliegt, mit der deutschen *egeria* durch eine Mittelform verbunden ist, welche an der ligurischen Küste zu

Hause ist, und zwar auch bedeutend gelber und dunkler braun gefärbt ist als *egeria*, aber doch noch nicht die volle Lebhaftigkeit der sardinischen Abart hat.

Es kam mir nun darauf an, zu erfahren, ob diese beiden Formen lediglich Temperaturformen in dem Sinne sind, dass die eine dem jedesmaligen directen Einfluss der südlichen Hitze, die andere dem jedesmaligen Einfluss der nördlichen gemässigten Wärme ihre Erscheinung verdankt. War dies der Fall, dann musste Brut der *meione*, unter dem kühlern deutschen Klima aufgezogen, die deutsche Form der Art *P. egeria* liefern, und umgekehrt musste Brut der deutschen *egeria*, im Süden aufgezogen, die gold-braunen Schmetterlinge der var. *meione* geben. Ist aber der Einfluss des Klimas ein solcher, dass er den Keim verändert, dann musste der Versuch ein anderes Ergebniss liefern, die gold-braune Varietät des Südens musste dann in ihrer Brut ganz oder theilweise immer noch die Charaktere der *meione* aufweisen, auch wenn sie unter nördlichem Himmel aufgezogen war, und umgekehrt, die Brut der deutschen *egeria* konnte dann durch hohe Temperatur während der Puppenzeit doch nicht die goldige Farbe der *meione*-Form erlangen.

Ich habe beiderlei Versuche angestellt, und das Ergebniss war ein entscheidendes, trotz mancherlei Unvollkommenheiten, wie sie solchen Versuchen wohl immer anhaften. Als eine solche betrachte ich es z. B., dass ich den erstgenannten Versuch nicht mit der extremen südlichen *meione*-Form aus Sicilien oder Sardinien anstellen konnte, sondern mit der weniger auffallend von der deutschen *egeria* abweichenden *meione* der Riviera.

Egeria-Versuch I. 1884.

Von einem in Genua gefangenen *meione*-Weibchen wurden 24 Eier abgelegt, welche am 21. April 1884 in Freiburg i. Br. bei 17° C Zimmertemperatur ausschlüpften. Sie nahmen verschiedene Gräser (Triticum repens, Poa-Arten) als Nahrung an und wurden auf eine in einen Topf gepflanzte Poa gesetzt, mit einer Glasglocke bedeckt und bis zur ersten Häutung im Zimmer gehalten. Diese erfolgte am 5. Mai und den folgenden Tagen bei einer Temperatur von nur 10° C. Sobald dann wärmeres Wetter eintrat, wurde der Raupenzwinger, in dem jetzt die Räupchen bei offenem Luftzutritt auf lebendem Gras gezüchtet wurden, in einen hellen und nicht tiefen, aber kühlen Keller gebracht, wo die Temperatur sich stets auf 12,5—14° C hielt. Genau genommen, hätte man die Zucht auch bei der gerade herrschenden

Hitze von 25—27° C weiterführen können, der ja unsere einheimischen Egerien auch unterworfen sind, allein um ein möglichst scharfes Ergebniss zu erhalten, wurde das andere Verfahren vorgezogen.

Die Räupchen wuchsen sehr langsam heran, waren am 28. Mai erst 12—13 mm lang, und ihre Verpuppung erfolgte erst am 17. bis 25. Juni. Sie ergab 15 Puppen, welche im Keller bei höchstens 14° C belassen wurden. Erst kurz vor dem Ausschlüpfen stieg die Temperatur etwas, aber auch nur auf 17—19° C, also noch lange nicht unsere wärmste Sommertemperatur.

Es schlüpften aus:

am	12.	Juli	1	Schmetterling
„	13.	„	5	„
„	14.	„	5	„
„	15.	„	2	„
„	17.	„	3	„
im	Ganzen:		15	Schmetterlinge

Darunter 7 ♂♂ und 8 ♀♀, alle kleiner und weniger stark gelb als solche, die im März und April in Genua gefangen worden waren, aber alle auch entschieden bräunlicher in der Grundfarbe und gelber in den Flecken als die bei Freiburg oder anderswo in Deutschland gefangenen Exemplare. Es unterliegt keinem Zweifel, dass *egeria*-Brut aus Deutschland, wenn sie genau unter den gleichen Verhältnissen aufgewachsen wären, blassere Schmetterlinge geliefert hätten. Noch stärker aber ist die Beweiskraft des folgenden Versuches.

Egeria-Versuch II. 1886.

Von 20 Eiern einer *egeria* aus Zürich, die am 20. Mai 1886 gelegt waren, schlüpften bei 19° C am 30. Mai 20 Räupchen aus, die am 31. Mai in einen heizbaren Zwinger auf lebendes Gras gesetzt wurden bei 25—27° C. Die Thiere waren dabei sehr munter, frassen viel und wuchsen rasch, so dass sie schon am 4. Juni alle die erste Häutung überstanden hatten. Die Temperatur wurde nicht immer ganz constant erhalten, sondern sank am 5. Juni auf 24° C herab, stieg dann am 7. und 8. Juni wieder auf 25° C und blieb so. Am 9. Juni massen die Räupchen 1,5 cm, am 13. Juni die grössten 1,8 cm; am 18. fand ich drei verpuppt, am 21. noch drei weitere, am 24. noch eine und am 25. die letzte. Drei Räupchen waren am 5. Juni beim Wechsel der Graspflanze, wie er von Zeit zu Zeit vorgenommen werden musste, an der alten Pflanze, die ins Zimmer gestellt wurde,

unbemerkt sitzen geblieben. Sie wuchsen also fernerhin bei Zimmertemperatur auf (18—19° C) und entwickelten sich viel langsamer als die andern. Am 21. Juni, als von jenen bereits 6 verpuppt waren, waren diese noch halbwüchsig, und erst am 2. Juli verpuppten sie sich.

Es wurden also erhalten:

A: im Warmzwinger bei ca. 25° C 9 Puppen.

B: im Zimmer bei ca. 18° C 2 Puppen.

Erstere verpuppten sich nach 20—27 Tagen, letztere nach 34 Tagen.

Die Falter schlüpften aus:

von A im Warmzwinger bei 27° C:

am	27. Juni	1	
„	28. „	4	
„	29. „	1	
„	2. Juli	1	♀
„	4. „	1	
„	7. „	1	
	zusammen:	9	

von B bei Zimmertemperatur:

am	12. Juli	1
„	15. „	1.

Die Entwicklung vom Ei zum Schmetterling hatte somit bei Zimmertemperatur (18° C) 44—47 Tage gedauert, bei höherer Temperatur 29—39 Tage.

Die Schmetterlinge der Partien A und B sind ganz gleich; beide sind in Färbung und Zeichnung von solchen, die im Freien gefangen wurden, nicht zu unterscheiden.

Ergebniss der *Egeria*-Versuche.

Die südliche Form *meione* lässt sich zwar durch Einwirkung von niedriger Temperatur (10—14° C) in ihrer Färbung beeinflussen und minder lebhaft gefärbt machen, allein sie bleibt doch immer noch lebhafter in der Farbe als die nördliche Form *egeria*. Umgekehrt wird Brut der nördlichen Form durch Einwirkung höherer Temperatur (25° C) nicht sichtbar verändert. Gern hätte ich diesen Versuch mit noch stärkerer Steigerung der Temperatur auf etwa 35° C wiederholt, doch bin ich bisher nicht dazu gekommen; es könnte sein, dass eine gelbere Färbung der Flecken aufträte. An dem Hauptresultat würde indessen damit nichts geändert.

V. Versuche über Einwirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf Schmetterlingspuppen.

Es ist schon manches Mal gesagt worden, dass die Qualität des Lichtes einen Einfluss direct auf die Farben der Schmetterlinge ausübe. Obgleich nun der Farbenschmuck des Schmetterlings fertig ist, wenn er aus der dunkeln Puppenscheide zum Licht durchbricht, so schien es mir doch der Mühe werth, durch den Versuch die Meinung zu prüfen, welche etwa glauben möchte, dass das Licht durch die Puppenscheide hindurch die Farbenbildung in den Schmetterlingsflügeln beeinflusse.

Die Versuche sind schon vor 10 Jahren ausgeführt, und ihr rein negatives Resultat liess mir eine Fortsetzung derselben überflüssig erscheinen. Ich theile sie lediglich deshalb mit, damit diese Frage damit erledigt sei, und ich thue es, trotzdem ich jetzt sehe, dass Dr. Standfuss ähnliche Versuche angestellt und bekannt gegeben hat, bei welchen das Resultat ebenfalls negativ war[1]).

Versuche mit *Vanessa cardui*. 1884.

Am 27. Mai 1884 legte ein im Freien nahe bei Freiburg gefangenes Weibchen von *V. cardui* zahlreiche, sehr kleine grüne Eier auf eine Distel ab, und zwar alle einzeln auf die Unterseite der Blätter und auf den Stengel, oft aber mehrere (bis 9) zerstreut auf dasselbe Blatt.

Das Ausschlüpfen der Räupchen fand vom 4.—6. Juni statt und zwar bei Ausschluss des Lichtes unter einer schwarzen Glasglocke. Die ausgeschlüpften Räupchen wurden dann in 3 Gruppen getheilt, von denen

die Gruppe 1 im Dunkeln blieb,
„ „ 2 unter blauem Licht
„ „ 3 unter gelbem Licht

aufgezogen wurde.

Von Gruppe 3 entkamen alle bis auf eines durch einen Spalt und mussten am 19. Juni durch 5 Stück Raupen der Gruppe 1, und da sie im gelben Licht abstarben, nochmals am 21. Juni durch solche der Gruppe 1 ersetzt werden.

1) Standfuss, Handbuch für Sammler europäischer Grossschmetterlinge, Guben 1891, p. 119.

Die Raupen aller drei Gruppen entwickelten sich dann gleich gut. Am 3. Juli verpuppten sich alle Raupen 2, am 4. Juli alle der Gruppe 3, bis auf eine. Die im Dunkeln aufgezogenen Raupen verpuppten sich erst bis zum 8. Juli. Doch kann dies nicht ohne weiteres auf das Licht bezogen werden, war vielmehr wohl nur eine Folge schlechterer, d. h. langsamerer Ernährung. Die Schachtel, in der diese Gruppe aufgezogen wurde, war nämlich nur mit dem Schachteldeckel geschlossen, nicht mit einer Glasplatte wie die Versuche 2 und 3. Darüber lag dann zwar noch ein dickes Tuch, allein die Verdunstung war doch stark und bewirkte ein rasches Vertrocknen des Futters. Die Erneuerung des Futters bedingt aber jedesmal eine Art Fastenzeit, da die Raupen sehr schwerfällig sind und nicht leicht von selbst von dem welkenden Blatt wegkriechen, auch wenn ein frisches dicht daneben, ja selbst gerade darauf liegt. Sie verspinnen dann zwar beide zusammen, fressen aber trotzdem von dem welken weiter. Sie sind eben nicht auf einen Wechsel der Nahrung eingerichtet, sondern auf das Sitzenbleiben an derselben Pflanze.

Die Schmetterlinge schlüpften aus:

Gruppe 1	Gruppe 2	Gruppe 3
im Dunkeln	unter blauem Licht	unter gelbem Licht
am 13. Juli 2	am 9. Juli 1	am 11. Juli 5,
„ 15. „ 2	„ 10. „ 4	davon 2 verkrüppelt.

Diese 14 Schmetterlinge unterscheiden sich gar nicht von andern Freiburger *cardui*, sie sind auch unter sich weder in Zeichnung noch Färbung verschieden, abgesehen von ganz unbedeutenden individuellen Unterschieden, wie sie niemals fehlen. Alle 14 haben relativ viel Blau in den Augenflecken auf der Unterseite der Hinterflügel.

VI. Versuche mit Vanessa urticae.

Urticae-Versuch I. 1886.

Zwei Nester junger, vor der 2. Häutung stehender Räupchen (4 mm lang) wurden im Warmzwinger bei 27° C, vom 2. Juli ab bei 30° C aufgezogen. Die Raupen wuchsen auffallend rasch und verpuppten sich bereits am 3.—5. Juli.

Die Puppen blieben im Warmzwinger bei 26—29,4° C, und es schlüpften aus:

am	8.	Juli	= 8	Schmetterlinge,
„	9.	„	= 20	„
„	10.	„	= 10	„
„	11.	„	= 8	„
		zusammen:	46	

Puppenruhe also nur 5—6 Tage.

Diese 46 Schmetterlinge sind alle lebhaft roth, ohne die dunkeln Schatten auf der Grundfarbe, welche besonders stark bei der var. *polaris* sich finden und die von zerstreut zwischen den rothen Schuppen stehenden schwarzen herrühren. Die schwarzen Flecke der Vorderflügel sind bei 6 Stücken ziemlich gross, bei allen andern aber relativ klein, Bezeichnet man mit v. REICHENAU [1]) die Flecke am Vorderrand als 1, 2 und 3, diejenigen in Zelle 1, 2 und 3 stehenden als Flecke 4, 5 und 6, so sind besonders die Flecke 4, 5 und 6 kleiner als gewöhnlich. DIXEY [2]) hat auf Grund seiner vortrefflichen Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang der *Vanessa*-Zeichnung neuerdings eine andere Numerirung dieser Flecke vorgeschlagen; er bezeichnet die Flecke des Vorderrandes mit I, II, III und IV und sieht in ihnen die Reste von quer die Flügel durchziehenden Reihen von Flecken, deren einzelne er mit arabischen Ziffern, vom Vorderrand anfangend, bezeichnet. Die REICHENAU'schen Flecke 4, 5 und 6 heissen bei ihm 8, 7, 6; der sechste fällt mit dem sechsten von REICHENAU zusammen. Wegen der phylogenetischen Begründung werde ich die DIXEY'sche Bezeichnung annehmen.

Urticae-Versuch II. 1886.

Auf einer Alp oberhalb des Giessbachs im Canton Bern, 1200′ über dem Brienzer See, etwa 3000′ über dem Meer, wurden am 6. Juli grosse Mengen von Eiern und eben ausgeschlüpften Räupchen gefunden. Dieselben, nach Freiburg gebracht, wuchsen im Brutzwinger bei 26—29,4° C rasch heran, verpuppten sich vom 19.—21. Juli und schlüpften am 23.—26. Juli aus, machten also die gesammte Metamorphose vom Ei bis zum Schmetterling in 17—20 Tagen durch.

Die 36 Schmetterlinge zeigten nichts Besonderes, waren lebhaft gefärbt, wie alle Stücke von *V. urticae* bei uns sind, hatten mittel-

---

1) v. REICHENAU, Die Züchtung des Nesselfalters, in: Kosmos, V. 12, p. 47, 1882.

2) FREDERICK A. DIXEY, On the phylogenetic significance of the wing-markings in certain genera of the Nymphalidae, in: Trans. Ent. Soc. London 1890.

grosse schwarze Flecken, meist etwas grösser als die Stücke von Versuch I. Ein Stück hat jedoch die Flecken 5 und 6 kleiner als irgend ein Exemplar von Versuch I. Irgend erhebliche und constante Unterschiede von den Stücken des vorigen Versuchs vermag ich nicht zu erkennen.

Urticae-Versuch III.

Als Gegenversuch zu dem vorigen wurde ein Theil der Raupen von Versuch II bei 15° C im Keller aufgezogen, wodurch sich ihre Entwicklung sehr verzögerte. Die Verpuppung begann erst mit dem 7. August, und erst am 27.—29. August schlüpften die Schmetterlinge aus.

Die 10 auf diese Weise erhaltenen Stücke sind ein wenig dunkler als die von Versuch II, der Aussensaum ist etwas schwärzer, und vor Allem sind die Flecken grösser, besonders die Flecken 5 und 6, wenigstens bei 9 Stücken. Doch sind sie immerhin noch weit von var. *polaris* entfernt.

Urticae-Versuch IV.

Ein am 31. August nahe bei Freiburg i. Br. gefundenes Nest frisch ausgeschlüpfter Räupchen wurde bei 17—23° C Zimmertemperatur aufgezogen, vom 16. September an bei nur 17—20° C. Die Verpuppung erfolgte am 25.—28. September.

Die 22 erhaltenen Schmetterlinge sind im Ganzen eher hell, die Flecken klein, bei 7 Stücken der Fleck 6 ganz klein, bei einem davon nur noch ein Schatten; der Aussensaum weniger dunkel als bei II und III, bei keinem Stück die Flecken so gross wie in Versuch II und III.

Der Versuch beweist jedenfalls, dass die Flecke 7 und 6 auch unabhängig von der Wärme bei mittlerer Temperatur ganz klein ausfallen können. Es spielt also hierbei auch ererbte Anlage individueller Unterschiede mit hinein, und es ist somit im einzelnen Fall nicht zu sagen, wie viel dem einen, wie viel dem andern Factor zuzuschreiben ist.

Urticae-Versuch V. 1888.

Ein Nest frisch ausgeschlüpfter Räupchen, am 4. August in der Ebene bei Freiburg gefunden, wurde im Brutzwinger bei einer Temperatur von meist 30° C aufgezogen; doch kamen Schwankungen bis 25° C abwärts und bis 32,8° C aufwärts vor. Die Verpuppung be-

gann schon am 13. August, und bereits am 18. schlüpften 8 Schmetterlinge aus, denen am 19. noch 24 nachfolgten, am 20. einer und am 21. noch 2.

Von diesen 35 Schmetterlingen war keiner besonders dunkel, alle vielmehr lebhaft roth in der Grundfarbe und mit relativ wenig Schwarz; der Saum bildet nach innen einen schmalen, regelmässig zackigen, schwarzen Streif, und die Flecken 6, 7 und 8 sind nur bei 1 Stück von gewöhnlicher, mittlerer Grösse, bei allen andern klein bis zum völligen Verschwinden. Fleck 6 fehlt bei 1 Stück vollständig, während 7 schattenhaft ist, bei einem andern ist 6 schattenhaft und 7 deutlicher; bei den meisten sind diese Flecke von ungewöhnlicher Kleinheit. Es steht diese Zeichnung der corsischen Varietät *ichnusa* ganz nahe.

Resultate der *Urticae*-Versuche.

Aehnliche Versuche wie die hier mitgetheilten sind schon mehrfach angestellt worden. G. Dorfmeister erzielte 1880 durch „etwas verringerte Wärme" eine Verdüsterung der Schmetterlinge, Uebergänge zur var. *polaris*. Zwei Jahre später wiederholte und erweiterte W. von Reichenau [1]) diese Anfänge, indem er die Raupen und Puppen einerseits bei hoher Sommerhitze, unter dem Einfluss directer Sonnenstrahlung sich entwickeln liess, andererseits dieselben im Herbst bei 5—12° C züchtete. Erstere gaben „prächtig feurige Falter, deren Verhältnisse denen von var. *turcica* sich nähern", letztere gaben „sehr düstere, ins Braun-gelbe sich ziehende Falter mit sehr grossen, schwarzen Flecken". Besonders die Dixey'schen Flecke 6 und 7 verkleinerten sich bedeutend bei der Hitzeform.

Ob die Temperatur ihre verändernde Wirkung auf die Färbung zu einer bestimmten Zeit der Entwicklung ausübt, lässt sich aus diesen Versuchen nicht ersehen, da die Wärme oder Kälte — wie es auch bei Anfangsversuchen durchaus räthlich ist — während der ganzen Entwicklung einwirkte.

Vor Kurzem hat noch Dr. M. Standfuss, der vielerfahrene Schmetterlingszüchter, Versuche mit *Vanessa urticae* veröffentlicht. Er setzte die Puppen 60 Stunden lang einer Temperatur von 37° C aus und sah sie dadurch eine Annäherung an var. *ichnusa* (oder

1) W. von Reichenau, Die Züchtung des Nesselfalters (*Vanessa urticae* L.), ein Beweis für den directen Einfluss des Klimas, in: Kosmos, V. 12, 1882, p. 46.

turcica) eintreten, wenn diese Form auch nie ganz erreicht wurde. Umgekehrt setzte er Puppen 32 Tage im Eisschrank niederer Temperatur aus und erhielt so im Zimmer nach 9—10 weiteren Tagen sehr dunkle Stücke mit grossen schwarzen Flecken und starkem Blau der Aussenränder — also ebenfalls eine Annäherung an die Polarform von *urticae*.

Diese Versuche bestätigen die Ergebnisse von Reichenau's im Allgemeinen, und sie zeigen zugleich, dass die Wirkung der Temperatur ganz in die Puppenzeit fällt.

Auch E. Fischer wiederholte derartige Versuche mit *V. urticae* und erhielt aus Puppen, die „einer ziemlich starken Ofenwärme ausgesetzt" wurden (34—38° C) „nach wenigen Tagen schon" theilweise die var. *turcica* („Transmutation etc.", Berlin 1895).

Die wenigen Versuche, welche ich selbst mit *V. urticae* angestellt habe, bestätigen zwar im Allgemeinen diese Ergebnisse, allein sie machen keinen so reinen, schlagenden Eindruck wie besonders diejenigen von Reichenau's. Bei den Versuchen des letztern scheinen jedesmal alle Stücke in derselben auffallenden Weise abgeändert zu sein — leider ist darüber nichts Genaueres angegeben. Möglich, dass dies an der sehr hohen Temperatur lag, welche von Reichenau anwandte — bis zu 45° C in der Sonne.

Doch erhielt auch E. Fischer, der bis 38° C anwandte, die var. *turcica* nur „aus einem kleinen Theil der Puppen," ähnlich wie ich selbst in meinen Wärmeversuchen, bei welchen höchstens 32,8° C angewandt wurde.

Dies mag es theilweise erklären, dass in Versuch I 6 Stücke keine Verkleinerung der Flecke aufwiesen. Dass indessen dabei auch erbliche individuelle Unterschiede mitspielen, zeigt das eine Stück von Versuch II, welches auch ohne Einwirkung höherer Wärmegrade sehr kleine Flecken 6 und 7 besass, und ferner der Versuch IV, bei welchem auch ohne Anwendung höherer Wärmegrade 7 Stücke ganz kleine Flecke besassen.

Aus diesem Grund wird man selbst einem scheinbar so schlagenden Resultat, wie das von Versuch V, nicht ohne weiteres trauen dürfen, wenn auch von 35 Schmetterlingen, die unter hoher Temperatur sich entwickelten, nur einer die Flecken in gewöhnlicher Grösse, die 34 andern aber kleinere bis verschwindend kleine aufwiesen. Genau genommen könnte erst der Gegenversuch mit Kälte an Genossen derselben Brut ausgeführt, Sicherheit darüber gewähren, wie viel hier etwa ererbte individuelle Eigenheit und wie viel Folge der Wärme ist.

Leider ist mir gerade hier der Versuch verunglückt. Dagegen bilden III und IV ein solches Versuchspaar, dessen Ergebnisse aber nicht so scharf sind, wie zu wünschen war. Wenn man indessen erwägt, dass im Freien nur selten bei uns Stücke von *Van. urticae* o h n e Flecken 6 und 7 oder mit nur schattenhaften Andeutungen derselben gesehen werden, so darf die auffallende Kleinheit dieser Flecke bei den 34 Stücken von Versuch V wohl als Wirkung der hohen Wärme aufgefasst werden. Weitere Versuche sind jedoch trotzdem erwünscht.

VII. Wärmewirkung auf überwinternde Schmetterlingspuppen. 1884.

Um zu entscheiden, ob hohe Temperatur auf die bereits fertige, in der Winterruhe befindliche Puppe, längere Zeit einwirkend, Veränderungen an den Farben des Schmetterlings hervorrufen kann, wurden Puppen verschiedener Tagfalter und Sphingiden am 10. Januar 1884 in einen Brutofen mit Wasserverdunstung gebracht und dort einer zwischen 27—30° C schwankenden Temperatur ausgesetzt. Es waren folgende Arten:

1)	*Vanessa levana*	120	Stück
2)	*Pap. podalirius*	4	„
3)	„ *machaon*	4	„
4)	„ *ajax*	1	„
5)	*Thais polyxena*	4	„
6)	*Doritis apollinus*	4	„
7)	*Thecla rubi*	2	„
8)	*Polyommatus amphidamas*	25	„
9)	*Lycaena argiolus*	4	„
10)	„ *iolas*	4	„
11)	*Nemeobius lucina*	4	„
12)	*Pieris rapae*	12	„
13)	„ *brassicae*	12	„
14)	*Sphinx ligustri*	2	„
15)	„ *pinastri*	3	„
16)	*Deilephila vespertilio*	2	„
17)	„ *galii*	2	„
18)	„ *euphorbiae*	20	„
19)	„ *dahlii*	1	„
20)	*Smerinthus tiliae*	4	„
21)	„ *quercus*	2	„
22)	„ *populi*	5	„

Es schlüpften aus einzelne Schmetterlinge von allen Arten; notirt wurde das Datum von folgenden:

am	12.	Jan.	1 *Doritis apollinus* verkrüppelt
„	16.	„	4 *Polyomm. amphidamas*
„	17.	„	3 „ „
„	„	„	1 *Pap. podalirius*
„	18.	„	2 *Pap. machaon*
„	„	„	3 *Polyomm. amphidamas*
„	„	„	5 *Pieris rapae* verkrüppelt
„	„	„	5 *levana*, davon 1 verkrüppelt
„	19.	„	1 *Pap. podalirius*
„	„	„	6 *Van. levana*
„	„	„	3 *Polyomm. amphidamas*
„	„	„	1 *Pieris rapae*
„	20.	„	1 *Pap. ajax* var. *telamonides*
„	„	„	5 *Van. levana* (3 verkrüppelt)
„	„	„	1 *Pieris rapae*
„	22.	„	1 *Sphinx pinastri*
„	„	„	1 *Van. levana*
„	„	„	2 *Polyomm. amphidamas*
„	23.	„	1 *Sphinx pinastri*
„	„	„	1 *Polyomm. amphidamas*
„	„	„	1 *Van. levana*
„	24.	„	1 *Sphinx vespertilio*
„	„	„	1 *Deil. dahlii*
„	„	„	1 *Van. levana* verkrüppelt
„	28.	„	1 *Pap. podalirius*
„	„	„	1 *Deil. euphorbiae*
„	29.	„	1 „ „
„	30.	„	2 „ „
„	31.	„	3 „ „
„	1.	Febr.	2 „ „
„	4.	„	2 „ „
„	6.	„	1 „ „
„	8.	„	1 „ „
„	11.	„	1 „ „
„	12.	„	1 *Sphinx euphorbiae*
„	15.	„	3 „ „
„	17.	„	1 „ *pinastri*
„	20.	„	1 „ *euphorbiae*
„	21.	„	1 „ „
„	25.	„	10 *Van. levana*, (9 verkrüppelt)
„	26.	„	1 „ „ verkrüppelt
„	28.	„	1 *Sphinx pinastri* verkrüppelt

An allen im Brutofen ausgeschlüpften Arten vermochte ich nicht irgend eine Abweichung von der normalen Zeichnung oder Färbung zu erkennen. Der Einfluss der Wärme von 27—31° C auf die schon mehrere Wochen alte Puppe war gleich Null in Beziehung auf die Form des Schmetterlings. Dagegen aber wurde die Entwicklung bei allen bedeutend beschleunigt, aber wie gewöhnlich beim Treiben der Puppen, in sehr unregelmässiger Weise.

VIII. Allgemeiner und zusammenfassender Theil.

Obgleich ich weit entfernt bin, die wenigen Versuche, welche ich hier vorlegen konnte, für genügend zu halten, um zu einem festen Abschluss unserer Ansichten über den Saison-Dimorphismus zu gelangen, so möchte ich doch nicht unterlassen, dieselben vorläufig wenigstens in unsere allgemeinen Vorstellungen darüber einzuordnen.

Als ich im Jahre 1875 zum ersten Male mich bemühte, dem Wesen dieser auffälligen und doch so lange unbeachtet gebliebenen Erscheinung nachzuspüren, nahm ich es gewissermaassen als selbstverständlich an, dass diese Art des Dimorphismus überall eine directe Folge der verschiedenen directen Einflüsse des Klimas, hauptsächlich der Wärme sei, wie sie in regelmässigem Wechsel die Frühjahrs- und die Sommergeneration mehrbrütiger Arten treffen. Wohl hatte ich die andere Möglichkeit, dass der mit der Jahreszeit verknüpfte Dimorphismus auch auf dem indirecten Einfluss der wechselnden Umgebung beruhen könne, d. h. also, dass er auf Anpassung an die je nach der Jahreszeit verschiedene Umgebung des Schmetterlings beruhen könnte, auch schon ins Auge gefasst. Ich sagte damals: „An und für sich wäre es nicht undenkbar, dass bei Schmetterlingen analoge Erscheinungen vorkämen“ wie das Winter- und Sommerkleid bei alpinen und arktischen Säugethieren und Vögeln, „nur mit dem Unterschied, dass der Wechsel in der Färbung nicht an ein und derselben Generation aufträte, sondern alternirend an verschiedenen.“ Es schien mir aber damals schon der Umstand gegen diese Auffassung des Saison-Dimorphismus zu sprechen, dass die gewöhnlich nicht adaptive Oberseite der Tagfalter gerade im Sommer und Frühjahr stark verschieden sein kann; zuweilen stärker als die adaptive Unterseite. Dazu kam noch, dass es gelang, durch Einwirkung von höherer oder niederer Temperatur künstlich die eine oder die andere Saisonform hervorzurufen, d. h. der Generation des Sommers den Stempel der Winterform aufzuprägen und umgekehrt. Ich schloss

also, dass die während der Puppenzeit einwirkende Wärmemenge es sei, welche die Art in der einen oder der andern Weise direct gestalte, und ich durfte dies mit um so grösserm Recht thun, als die Klimavarietäten eine Parallele zu den Saisonformen bildeten und als diese ohne Zweifel auf die directe Wirkung des Klimas, vor Allem der Wärme bezogen werden mussten.

So ist z. B. *Chrysophanus phlaeas* in Sardinien und Neapel saisondimorph, die Sommerform, die sich während der sommerlichen Hitze entwickelt, ist sehr dunkel, fast schwarz, die Frühjahrsform aber entspricht unserm deutschen, roth-goldenen *phlaeas*.

Obgleich ich auch heute noch diese Ansicht für richtig und eine direct abändernde Wirkung der Wärme für erwiesen ansehe, so bin ich doch allmählich zu der Ueberzeugung gekommen, dass dies nicht die einzige Art der Entstehung saisondimorpher Verschiedenheiten ist, sondern dass es auch einen adaptiven Saison-Dimorphismus giebt; ich glaube, wir müssen directen und adaptiven Saison-Dimorphismus unterscheiden, und ich sehe in dieser Unterscheidung einen wesentlichen Fortschritt, der uns vor allem auch in den Stand setzt, die Ergebnisse der verschiedenen von mir und von Andern angestellten Versuche in viel befriedigenderer Weise zu erklären.

In einem im Anfang 1894 zu Oxford gehaltenen Vortrag[1]) habe ich diese Ansicht schon ausgesprochen und zu zeigen versucht, dass adaptiver Saison-Dimorphismus, den ich früher nur als möglich hingestellt hatte, wirklich vorkomme. Das dort für Schmetterlinge gegebene Beispiel war freilich nur ein hypothetisches, der Fall nämlich von *Vanessa prorsa-levana*, aber für Raupen wenigstens konnte ich ein Beispiel aus Edwards' vortrefflichem Werk über die nordamerikanischen Tagfalter mit ziemlicher Sicherheit herauslesen, das später noch genauer zu besprechende von *Lycaena pseudargiolus*. Ich wusste damals noch nicht, was mir kurz darauf durch eine interessante kleine Schrift von Dr. G. Brandes bekannt wurde, dass schon seit längerer Zeit Fälle von Saison-Dimorphismus bei tropischen Tagfaltern erkannt worden waren und dass bei diesen wenigstens doch die eine der Saisonformen auf der Annahme einer besondern Schutzfärbung beruht. Mit Recht sicherlich macht Brandes geltend, dass die unter uns bisher verbreitete Anschauung irrig ist, wonach Saison-Dimorphismus in tropischen Ländern nicht zu erwarten sei, weil dort eben die Gegensätze der Jahreszeiten fehlten. Regen-

1) „Aeussere Einflüsse als Entwicklungsreize", Jena 1894.

und Trockenzeit bildeten, für viele Tropenländer wenigstens, einen sehr scharfen solchen Gegensatz.

Jedenfalls haben DOHERTY und etwas später NICÉVILLE für indische Tagfalter eine Reihe von saison-dimorphen Arten nachgewiesen, nicht bloss durch Beobachtung des Alternirens der beiderlei Formen in der freien Natur, sondern durch Züchtung der einen Form aus Eiern der andern, so bei Satyriden der Gattungen *Yphthima*, *Mycalesis* und *Melanitis*, und auch der von *Junonia*-Arten ist für erwiesen anzunehmen, und in allen diesen Fällen besteht der Unterschied der beiden Formen wesentlich darin, dass die eine Form auf der Unterseite einem dürren Blatt ähnlich sieht, die andere aber eine andere Zeichnung und zugleich eine Anzahl Augenflecken besitzt.

Ohne mich in die Streitfrage über den biologischen Werth dieser Augenflecken hier einzulassen, so zweifle ich doch keinen Augenblick daran, dass auch die Färbung mit den Augenflecken eine adaptive ist, mag sie nun Schutz- oder Schreckfärbung sein. Hätte die eine von beiden Formen keine biologische, adaptive Bedeutung, so könnte sie überhaupt nicht mehr da sein, die einzige adaptive würde sie verdrängt haben. Dass aber das Auftreten complicirter Zeichnungs- und Färbungselemente, wie es Augenflecken sind, nicht einfach die directe Wirkung von Wärme oder Kälte, Trockniss oder Feuchtigkeit sein kann, liegt auf der Hand. Diese Einflüsse sind nicht die wirkliche Ursache solcher Bildungen, sondern nur der Reiz, welcher ihre Anlage auslöst, d. h. zur Entwicklung veranlasst, wie ich das in dem schon oben erwähnten Vortrag darzulegen versuchte. Wie der Winterschlaf des Murmelthieres seinen zureichenden Grund nicht in der Kälte hat, sondern in der der Kälte angepassten Organisation des Thieres, und wie die Kälte nur die vorhandene Anlage zum Winterschlaf zur Entfaltung bringt, so ist bei diesen Schmetterlingen mit adaptivem Saison-Dimorphismus die Entfaltung der einen oder der andern Zeichnung wahrscheinlich an die Einwirkung eines der eben genannten äussern Einflüsse wenigstens theilweise gebunden, wenn wir auch in Bezug auf diese tropischen Falter noch nicht wissen, an welchen derselben.

Bei den Fällen von adaptivem Saison-Dimorphismus einheimischer Falter kennen wir die Temperatur als Auslösungsreiz, denn bei allen Fällen von Saison-Dimorphismus, die bisher experimentell geprüft wurden, war es stets hohe und niedrige Temperatur, welche den äussern Anstoss zu der Entstehung der einen oder der andern Form gaben, falls dieser Anstoss nicht ausschliesslich von innen kam.

Es giebt also zwei ganz verschiedene Wurzeln der Erscheinung des Saison-Dimorphismus, indem einmal directe Wirkung wechselnder äusserer Einflüsse, nämlich der Temperatur, diesen Wechsel in der äussern Erscheinung bedingen kann, andererseits aber Selectionsprocesse. Es wird deshalb nöthig sein, diese beiden Arten von Saison-Dimorphismus getrennt zu betrachten. Nicht immer freilich wird es leicht sein, zu entscheiden, wohin man einen bestimmten Fall zu rechnen habe, da es bekanntlich heute nicht immer schon zu sagen ist, ob eine Färbung oder Zeichnung einen bestimmten biologischen Werth hat oder nicht. Auch könnten ja beiderlei Ursachen bei einer Art zusammenwirken.

Directer Saison-Dimorphismus.

Unter den einheimischen Arten dürfte hierher wohl sicher *Chrysophanus phlaeas* zu rechnen sein. Einmal beziehen sich die Saison-Unterschiede nur auf die Oberseite, und dann liesse sich für die schwarze Bestäubung der Sommerform *eleus* wohl kaum ein biologischer Werth herausfinden. Ueberdies kommt sie beiden Geschlechtern zu.

Hier haben nun die Versuche von Merrifield und diejenigen von mir in voller Uebereinstimmung ergeben, dass der Einfluss höherer Temperatur auf die Puppe auch unsere deutschen, in beiden Bruten gleichen Schmetterlinge etwas dunkler macht; meine Versuche an neapolitanischer Brut aber haben gelehrt, dass dieselbe Brut zwar durch Kälte rothgoldig, durch Wärme schwarz bestäubt ausfällt, dass aber das Letztere schon bei viel geringerer Wärme und dazu weit stärker eintritt als bei deutscher Brut. Man wird also nicht umhin können, der südlichen Colonie von *phlaeas* eine etwas grössere Empfindlichkeit für diese Farbenreaction auf Wärme zuzuschreiben als der nördlichen, zumal auch lange Aussetzung in niedrige Temperatur die neapolitanische Brut doch immer noch mit mehr Schwarz an den Flügelrändern erscheinen liess, als es die deutsche Form je besitzt. Theoretisch wird sich dieser Thatbestand also vom Boden meiner Vererbungstheorie etwa folgendermaassen ausdrücken lassen: Die im Keimplasma anzunehmenden Bestimmungsstücke (Determinanten) der betreffenden Flügelschuppen sind bei den südlichen Colonien der Art im Laufe der Generationen durch die stets wiederkehrende hohe Wärme ein wenig verändert worden, in dem Sinn, dass sie zur Bildung schwarzer Schuppen in stärkerm Grade neigen als bei den nördlichen Colonien der Art. Aber auch bei letztern können diese Determinanten zur Bildung schwarzer Schuppen bestimmt werden,

wenn sie von hoher Wärme zu der Zeit getroffen werden, zu welcher die Farbenbildung auf den Flügeln vor sich geht, d. h. in den letzten Tagen der Puppenruhe. Die Veränderungen der Schuppen-Determinanten sind also hier zweifache, einmal wirkt die klimatische Wärme auf sie, solange sie noch im Keimplasma des Eies oder der Samenzelle eingeschlossen in den Fortpflanzungsorganen des Thieres enthalten sind, und diese abändernde Wirkung muss eine zunächst minimale sein, die sich erst durch Summation während langer Generationsfolgen zu merklicher Höhe steigert; wäre es nicht so, so könnte die Frühjahrsbrut von Neapel nicht immer noch ziemlich frei von schwarzer Bestäubung sein, wie sie es thatsächlich ist. Zweitens aber wirkt die Wärme abändernd auf die betreffenden Schuppen-Determinanten, wenn sie schon in die Flügelanlage der Puppe eingerückt sind und im Begriff stehen, die Flügelschuppen auszugestalten, und diese Wirkung ist eine sehr viel stärkere. Während aber die erstere sich von einer Generation auf die andere durch die Continuität des Keimplasmas übertragen muss und deshalb auch sich allmählich häufen und steigern kann, vermag die letztere sich nicht zu vererben, da eben die Flügel und Flügelschuppen des einzelnen Individuums mit diesem sterben, und darin ist die rein goldige Farbe der Frühjahrsform des Südens begründet.

Ich möchte besondern Werth auf MERRIFIELD's Beobachtung legen, nach welcher die letzten 5—6 Tage der Puppenperiode die kritischen sind, d. h. über die Farbe entscheiden, welche entstehen soll.

Beweisend scheinen mir dafür zwei Versuche von MERRIFIELD (No. V und VI). Puppen, die 10 Wochen lang bei 4° C gehalten worden waren, wurden zur Hälfte dann in eine Temperatur von 13° C gebracht, in der sie nach 34—36 Tagen ausschlüpften als rein goldige Frühjahrsform; die andere Hälfte der geeisten Puppen wurde in hohe Temperatur (32° C) gebracht, wo sie in 5—6 Tagen ausschlüpften und zwar als schwarz bestäubte, der Form *eleus* sich nähernde Formen. Allerdings ist der letztere Versuch nur mit 5—6 Stücken gemacht worden, und in dem ersten ist etwa die Hälfte der Puppen gestorben oder verkrüppelt ausgeschlüpft, aber das Ergebniss ist doch so bestimmt, dass es wohl als entscheidend betrachtet werden darf. Trotzdem hätte ich es gern noch einmal an einer grössern Individuenzahl wiederholt, wenn ich das Material dazu hätte erlangen können. Denn die Frage nach der kritischen Periode für den Einfluss der Temperatur erscheint mir deshalb so wichtig, weil ich bei andern Arten gerade das Gegentheil gefunden habe, dass nämlich der Be-

ginn der Puppenzeit über das Kleid des dimorphen Falters entscheidet, und weil es mir schon aus theoretischen Gründen möglich scheint, dass dies bei directem und bei adaptivem Saison-Dimorphismus verschieden sein kann.

Bei directer Klimaabänderung ist es begreiflich, dass die wirkende Temperatur dann eingreifen muss, wenn die Farben des Flügels sich zu bilden anfangen, denn wie sollte anders die Abänderung derselben zu Stande kommen, wenn nicht durch Veränderungen der chemischen Vorgänge, welche der Farbenerzeugung zu Grunde liegen? Es werden also hier die Determinanten der Schuppen in dem Moment beeinflusst werden, in welchem sie in Thätigkeit treten, sie erleiden durch verschiedene Temperaturen verschiedene kleine Modificationen, welche zu einer Aenderung im Verlauf des Farbenchemismus führen. Ob aber nicht bei vielen der Arten, die direct durch das Klima verändert zu werden scheinen, noch ganz andere Momente mitspielen als die Beeinflussung des Farbenchemismus, das ist eine andere Frage, deren Lösung zur Stunde wohl noch nicht sicher möglich ist. Ich möchte es schon aus dem Ergebniss des Versuchs VIII für wahrscheinlich halten, in welchem überwinternde Puppen einer grossen Zahl der verschiedensten Schmetterlingsarten bei 30° C gehalten und so zu früherm Ausschlüpfen gebracht wurden. Keine von ihnen zeigte etwas Besonderes in Zeichnung oder Färbung, obwohl doch hier sicher erhöhte Temperatur gerade zu der Zeit einwirkte, in welcher die Farbenbildung erfolgt. Das deutet darauf hin, dass bei den verschiedenen, ziemlich starken Veränderungen im Farbenkleid, welche Dorfmeister, Merrifield, Standfuss, E. Fischer und manche Andere durch Kälte oder höhere Wärme an manchen Faltern erzielt haben, nicht die chemischen Vorgänge bei der Farbenbildung selbst, sondern vielmehr die verschiedenen im Keimplasma oder später in der Flügelanlage der betreffenden Arten noch enthaltenen Anlagen zu Farbenmustern der Vorfahren in verschiedener Weise zur Thätigkeit angeregt worden sein möchten, wie denn auch Dr. Dixey viele der Merrifield'schen Wärme- und Kälte-Aberrationen als theilweisen Rückschlag auf Vorfahrencharaktere gedeutet hat — gewiss mit Recht. Wenigstens ist bei *Vanessa io* durch Einwirkung von Kälte eine ganz überraschende Uebereinstimmung in der Zeichnung des Vorderflügels mit *Vanessa urticae* und ihren nächsten Verwandten eingetreten, welche eine andere Auslegung nicht gestattet. Eine ganz ähnliche Aberration erhielten auch Standfuss und E. Fischer durch längere Einwirkung von Eis auf die Puppen, und auch sie deuten dieselbe als

Rückschlag nach der Richtung von *Vanessa urticae*[1]). Wichtig erscheint mir dabei, dass alle diese Experimentatoren die Puppen nach der langen Abkühlung (auf Eis 8—42 Tage) erst längere Zeit höherer Temperatur aussetzen mussten, ehe sie ausschlüpften. Bei MERRIFIELD brauchte es noch 18 Tage einer Temperatur von 16° C, bei STANDFUSS doch 9—10 Tage bei „Zimmertemperatur". Die chemischen Vorgänge der Farbenbildung erfolgten also auch hier nicht unter dem Einfluss der Kälte, sondern einer gemässigten Wärme — ein Zeichen mehr, dass es sich hier um indirecte Wirkung der Kälte handelt.

So wird es aller Wahrscheinlichkeit nach sich auch bei der zweiten Art des Saison-Dimorphismus, dem adaptiven, verhalten. Hier werden zwei verschiedene Zeichnungsmuster als Anlagen im Keimplasma neben einander vorhanden sein, und darüber, welche von beiden Arten activ werden soll, wird in der Zeit unmittelbar nach der Verpuppung entschieden, nicht mehr später. Es kann kaum anders sein, da bei dieser Art der Saison-Dimorphismus nicht bloss die Qualität der Farben, sondern auch das ganze Zeichnungsmuster, in gar manchen Fällen sogar die Gestalt der Flügel betrifft, (in geringem Grade bei *Pieris napi*, in viel stärkerm nach EDWARDS' Angaben und Abbildungen bei der amerikanischen *Grapta interrogationis* var. *fabricii* und var. *umbrosa*). Die ganzen Wachsthumsvorgänge der Flügel müssten also dabei andere werden, und man begreift, dass dies nicht erst dann geschehen kann, wenn die Gestalt des Flügels bereits vollendet vorliegt.

Ehe ich indessen zur genauern Besprechung des adaptiven Saison-Dimorphismus übergehe, möchte ich noch einen Blick auf die Resultate an *Vanessa urticae* werfen. Diese Art ist zwar nirgends saisondimorph, wohl aber ist sie klimatisch polymorph, d. h. sie hat eine dunklere polare Form, var. *polaris*, eine hellrothe südliche Form, var. *ichnusa*, mit sehr kleinen, zum Theil ganz verschwundenen schwarzen Flecken und eine mittlere Form, welche Mitteleuropa angehört. Auch diese Unterschiede scheinen auf der directen Wirkung der verschiedenen Temperatur zu beruhen, welche die Puppen trifft. Die vorliegenden Versuche sind zwar noch recht unvollständig, vor allem fehlen noch

1) M. STANDFUSS, Ueber die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen, Leipzig 1894. Sonderabzug aus: Insectenbörse.

E. FISCHER, cand. med., Transmutation der Schmetterlinge in Folge Temperaturveränderungen, Berlin 1895.

ganz Versuche mit der sardischen *ichnusa*- und der *polaris*-Form; allein es gelang doch in mehreren Fällen, aus unserer mittlern deutschen Form durch Wärme die *ichnusa*-Form, durch Kälte die *polaris*-Form mehr oder weniger vollständig entstehen zu lassen.

Schwerlich beruht die dunklere Färbung der polaren Form auf Anpassung, oder sollte Lord Walsingham's Deutung zutreffen, nach welcher die düstere Färbung der arktischen Tagfalter als Wärmeschutz aufzufassen wäre? In diesem Falle müsste man erwarten, dass die dunkle Färbung dieser var. *polaris* durch Züchtung bei hoher Wärme dennoch bestehen bliebe, denn die betreffenden Schuppen-Determinanten würden dann ein für allemal auf die Hervorbringung von Schwarz eingerichtet sein. Ehe nicht Versuche einen solchen Thatbestand erwiesen haben, möchte ich den Wechsel in der Dunkelheit von *Vanessa urticae* als directe und biologisch bedeutungslose Folge der Einwirkung verschiedener Wärmemengen auf die in Entwicklung begriffenen Flügel betrachten. Wärmeversuche mit der arktischen Brut wären aber ebenso erwünscht wie Kälteversuche mit der sardischen.

So hätten wir also in *Chrysophanus phlaeas* und *Vanessa urticae* nach dem heutigen Stand unserer Einsicht Arten vor uns, die directen Saison- oder Klima-Dimorphismus zeigen, und es ist interessant, dass — wie ich schon vor Jahren hervorhob — die directe Wirkung höherer Temperatur bei der einen Art gerade den entgegengesetzten Erfolg hat wie bei der andern: *phlaeas* wird durch Hitze geschwärzt, *urticae* wird dadurch heller und feuriger. Man kann also nicht allgemein sagen, wie dies öfters und auch neuerdings wieder geschehen ist: Hitze verdunkelt die Farben der Tagfalter.

Dass es sich selbst bei den natürlichen Klimavarietäten nicht überall lediglich um directe Beeinflussung des Farbenchemismus handeln kann, lehrt eine genauere Betrachtung derselben. Die südliche var. *ichnusa* von *Vanessa urticae* hat allerdings weniger Schwarz oben, in so fern die Flecken 5 und 6 geschwunden sind, Fleck 4 wenigstens kleiner ist und ebenso das Schwarz der Hinterflügel, allein die Flecke des Vorderrandes 1, 2 und 3 sind nicht kleiner geworden. Wenn nun das Schwarz am Vorderrand sich anders verhält als das auf dem hintern Theil des Flügels, so muss — wie ich an einem andern Orte schon geltend machte und theoretisch zu erklären suchte — hier noch ein anderes Moment mitbestimmend sein. Dies kann, so scheint mir, nur der Einfluss sein, den die Vorgeschichte jeder einzelnen Flügelstelle noch unter Umständen auszuüben vermag. Wenn für einen

bestimmten Fleck noch allerlei anders geartete Ahnendeterminanten der Stammformen in einem Keimplasma mitgeführt werden, so kann bei Einwirkung ungewöhnlicher Temperaturen die normale Färbung wesentlich beeinträchtigt werden und einem Rückschlag auf eine Ahnenform oder auch einer Mischform Platz machen.

Dass bei den natürlichen Varietäten noch andere Factoren mitspielen als bloss Klimaeinflüsse, zeigt auch die polare Varietät von *V. urticae*. Die Stücke derselben aus Lappland unterscheiden sich wohl deutlich von den deutschen Stücken, aber der Unterschied liegt doch nicht in einer wirklichen Veränderung der Zeichnung. Es sind mir aber durch die Güte Herrn Dr. Fritze's einige Stücke von *Van. urticae* aus der nördlichen Insel Japans (Jesso) bekannt geworden, die statt der Flecke II und 8 ein breites, schwarzes Querband besitzen; die Stelle zwischen diesen Flecken ist bei der lappischen *polaris* nur etwas schwärzlich angeflogen, hier hat sich eine tiefschwarze breite Brücke zwischen beiden Flecken gebildet, ähnlich wie bei der californischen *Van. milbertii*. Und diese Varietät lebt auf dem 43.—45.° nördlicher Breite. Kann sie also eine directe Folge des Klimas sein, welches demjenigen Süddeutschlands nicht fern steht? Oder muss da nicht noch etwas, vielleicht geschlechtliche Züchtung mit hineingespielt haben? Ist sie eine uralte Form, aus der sich die var. *polaris* von Sibirien und Lappland durch Schwinden der Brücke zwischen Fleck II und 8 erst gebildet hat? oder verhält es sich umgekehrt, und strebt *polaris* dieser var. *jessoensis* zu durch allmähliche Zunahme des schwärzlichen Schattens zwischen II und 8? Das sind Fragen, die leichter zu stellen als zu beantworten sind, die aber klar erkennen lassen, wie vorsichtig man in der Annahme reiner Wärmereactionen im einzelnen Fall sein muss.

Einen dritten Fall directer Abänderung durch das Klima bietet unter den Arten meiner Versuche *Pararga egeria* und *meione*. Auch bei ihr wie bei *Vanessa urticae* kommt es nirgends zum Saison-Dimorphismus, obgleich die Art überall, wo sie vorkommt, zwei Generationen hervorbringt. Dies erklärt sich einfach daraus, dass nicht die Puppe, sondern die Raupe der Wintergeneration überwintert, die Puppe also erst entsteht, wenn die Wärme schon fast sommerlich geworden ist. Da nun die Wärme, welche auf die Raupe wirkt, den Schmetterling in Farbe und Zeichnung nicht beeinflusst, die Temperaturverhältnisse aber, welche die Puppen der beiden Generationen treffen, nicht sehr verschieden sind, so waren die Bedingungen zur

Entstehung eines directen Saison-Dimorphismus hier nicht gegeben, gerade wie dies auch bei *Vanessa urticae* nicht der Fall ist.

Kürzlich hat auch Merrifield mit *Pararga egeria* Versuche angestellt, und es ist mir sehr erwünscht, seine Resultate mit den meinigen vergleichen zu können. Scheinbar widersprachen sich dieselben, in so fern meine deutsche *egeria*-Brut durch 32° C nicht verändert wurde, während seine Puppen bei derselben Behandlung Schmetterlinge lieferten mit kleinern und weniger scharf begrenzten hellen Flecken und auch mit erheblich hellerer Grundfarbe.

Bei aller Hochachtung vor der offenbar grossen Genauigkeit, mit welcher Merrifield arbeitet und beobachtet, möchte ich doch glauben, dass die Unterschiede, welche er hier wahrnahm, keine durchgehenden waren, sondern kleine individuelle Verschiedenheiten, die nicht mit der erhöhten Temperatur zusammenhingen. Auch ich glaubte zuerst constante Unterschiede zu sehen zwischen den im Brutofen getriebenen und den bei Zimmertemperatur entwickelten Stücken, aber nach langem Vergleichen aller meiner Stücke sah ich meinen Irrthum ein. Es würde auch dem zu Erwartenden geradezu widersprechen, wenn unsere Egerien durch Hitze kleinere helle Flecke bekämen, da *meione* gerade grössere hat. Uebrigens ist es interessant, meine frühere Vermuthung, dass *meione* die primäre Form, *egeria* aber die secundäre sei, an der Zeichnung der Schmetterlinge selbst ablesen zu können. *P. meione* hat nämlich zahlreichere und grössere Flecken; so z. B. stehen am Vorderrand 5 davon, während bei *egeria* oft nur 2 deutlich sind. 2 oder 3 der andern aber lassen sich bei *egeria* meist als ganz schwache, verschwommene Aufhellungen des dunklen Grundes noch erkennen: „verloschene" Flecken, wie der hübsche und bezeichnende Ausdruck der Lepidopterologen lautet, den man in diesem Fall wörtlich nehmen darf, da diese Spuren nur als Reste der Flecke der Stammform gedeutet werden können.

Adaptiver Saison-Dimorphismus.

Als Beispiel eines solchen an Raupen habe ich vor Kurzem den nordamerikanischen Falter *Lycaena pseudargiolus* vermuthungsweise angeführt, indem ich mich auf die sehr eingehenden Angaben von W. H. Edwards stützte. Derselbe fand bei der Sommer- und der Herbstbrut dieses Falters verschieden gefärbte Raupen. Da nun die erstere Raupe weiss ist und, wie Edwards ausdrücklich sagt, gut angepasst den weissen Blütenknospen ihrer Nährpflanze, Cimicifuga racemosa, die Herbstbrut aber gelb-grün oder oliven-grün und auf

einer viel später blühenden Pflanze mit gelben Blumen lebt, Actinomeris squarrosa, so lag es nahe, auch diese letztere Färbung für eine protective zu nehmen und das Ganze als einen Fall zu betrachten, in welchem die zwei Bruten sich in ihrer Färbung ihren verschiednen Nährpflanzen angepasst hätten. Amerikanische Entomologen müssen prüfen, ob die Sache sich wirklich so verhält. Ist dem so, dann würde dies ein typischer Fall von adaptivem Saison-Dimorphismus sein, in so fern eben hier die protective Bedeutung beider Formen ausser Frage stünde. Bei den oben besprochenen tropischen Tagfaltern mit doppelter Saisonform wird es sich sicherlich auch so verhalten, dass beide Formen protective Bedeutung haben, aber es ist nicht so leicht zu erweisen, wegen der Unsicherheit in der Beurtheilung des biologischen Werthes mancher der hier in Betracht kommenden Zeichnungselemente, und verlangt jedenfalls Beobachtungen an Ort und Stelle.

Als hypothetisches Beispiel eines adaptiven Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge habe ich *Vanessa prorsa-levana* angeführt und mich dabei auf die merkwürdige Aehnlichkeit gestützt, welche die Oberseite der schwarzen mit weisser Binde versehenen *prorsa*-Form mit *Limenitis sibylla* und *camilla* hat. Ich verkenne aber nicht die Schwierigkeiten, welche einem Beweis, dass hier Mimicry vorliegt, entgegen stehen. Wir wissen nicht einmal, ob diese *Limenitis*-Arten immun sind oder ob sie von Vögeln verfolgt werden, resp. in frühern Zeiten verfolgt wurden. Liesse sich aber auch nachweisen, dass sie immun sind und dass *prorsa* Schutz durch die Aehnlichkeit mit ihnen gewänne, so bliebe doch immer noch zu enträthseln, wieso die *levana*-Form adaptiven Werth hat, und zwar in ihrer Oberseite, welche ja meist keinen adaptiven Werth besitzt bei Tagfaltern. Allerdings habe ich vor Jahren zeigen können, dass die dunkle Oberseite weiblicher Bläulinge in der That Schutz verleiht, da sie ihre Eier mit ausgebreiteten Flügeln ablegen und dabei erheblich weniger auffallen, als die blauen Männchen es thun, wenn sie mit ausgebreiteten Flügeln dasitzen. Wir kennen aber die Lebensgewohnheiten der *levana*-Form nicht so genau, und wenn wir sie kennten, würde es immer noch unsicher genug bleiben, ob wir ihr dem dürren Laub des Frühjahrswaldes allerdings ähnliches Obergewand als protectiv betrachten dürfen.

Es ist aber, wie mir scheint, nicht wohl denkbar, dass adaptiver Saison-Dimorphismus entstehen könne, wenn nicht beiderlei Saisonformen adaptiven Werth haben. Denn gesetzt, die eine allein sei

adaptiv, hier z. B. die mimetische *prorsa*-Form, so würde diese also durch Selection entstanden zu denken sein, d. h. es würden die Anlagen (Determinanten) ihrer Flügelfärbung nach und nach aus *levana*-Anlagen zu *prorsa*-Anlagen geworden sein. Wenn nun auch, wie es meine Vererbungstheorie annimmt, in jedem Keim viele Anlagen zu ganzen Individuen (die „Ide") neben einander vorhanden sind, und wenn auch die Umzüchtung derselben nicht nothwendig gleichen Schritt halten muss, so ist doch nicht einzusehen, wodurch es verhindert werden sollte, dass im Laufe der Generationen nach und nach sämmtliche Ide nur noch *prorsa*-Anlagen enthalten sollten und die *levana*-Anlagen verdrängt würden. Denn wenn überhaupt auch nur im Sommer die *prorsa*-Form ein Vortheil ist gegenüber der *levana*-Form, dann hätten alle Individuen, welche keine reine *prorsa* sind, nach und nach ausgemerzt werden müssen. Das sind aber eben gerade diejenigen, welche noch *levana*-Anlagen in sich enthalten und bei denen beiderlei Charaktere sich mischen. So müsste also in diesem Falle die *levana*-Form gänzlich verschwunden und beide Generationen gleich geworden sein.

Nur wenn die *levana*-Färbung im Frühjahr vortheilhafter war als die *prorsa*-Färbung, konnte und musste sie erhalten bleiben, und zwar dadurch, dass nur ein Theil der im Keimplasma enthaltenen Ide sich zu *prorsa*-Iden umwandelte, ein anderer aber unverändert blieb. Denn dass *levana* die ursprüngliche Form ist, unterliegt wohl keinem Zweifel, da sie ja nach Trybom's Beobachtungen die einzige Form heute noch an solchen Orten ist, wo nur eine Brut im Jahr auftritt, wie in Sibirien am Jenisei.

Wenn es nun aber zur Zeit nicht möglich ist, einen Beweis für die Vermuthung zu liefern, dass die Oberseite von *prorsa* und *levana* als Schutzfärbung anzusehen ist, so spricht die feinere Zusammensetzung, überhaupt die Art der Verschiedenheit von beiderlei Farbenmustern entschieden gegen ihre Deutung als directe Klimaformen.

Schon in meiner Arbeit über den Saison-Dimorphismus vom Jahre 1875 hob ich hervor[1]), dass die *prorsa*-Form keineswegs einfach auf eine Vermehrung des Schwarz zurückgeführt werden kann. Es heisst dort (p. 40) „Selbst bei Arten, deren Sommerform weit mehr Schwarz enthält als die Winterform, wie z. B. *Vanessa levana*, lässt sich doch nicht die eine Form aus der andern einfach durch Verbreiterung der

1) Weismann, Studien zur Descendenztheorie. I. Ueber den Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.

vorhandenen schwarzen Stellen ableiten, denn an derselben Stelle, an welcher bei *levana* ein schwarzes Band verläuft" (auf dem Hinterflügel), „findet sich bei der sonst mehr Schwarz enthaltenden *prorsa* eine weisse Binde. Die Zwischenstufen, die man künstlich durch Kältewirkung auf die Sommergeneration erzeugt hat, zeigen Schritt für Schritt, je nachdem der Rückschlag mehr oder weniger vollständig eingetreten ist, wie mitten auf der weissen Binde der *prorsa* ein schwarzer Fleck entsteht, der grösser wird, um schliesslich bei der vollständigen *levana*-Form mit einem andern, von vorn in die Binde hereinwachsenden, schwarzen Dreieck zu einem schwarzen Band zu verschmelzen. Die weisse Binde der *prorsa*- und die schwarze der *levana*-Form decken sich also keineswegs, sondern bei *prorsa* ist eine ganz neue Zeichnung entstanden, die nicht durch blosse Farbenvertauschung aus der *levana*-Zeichnung zu erhalten ist."

Dies ist vollkommen genau, obwohl später ein fanatischer Gegner der Evolutionslehre es einfach als „falsch" und als einen „Beobachtungsfehler" bezeichnete [1]). Man kann an den verschiedenen *porima*-Formen gewissermaassen die verschiedenen Etappen auf dem Umwandlungsweg der *levana*- in die *prorsa*-Zeichnung verfolgen, und es ist gewiss sehr lehrreich, zu sehen, dass dies nicht etwa nach bestimmten Principien erfolgt, sondern in gewissem Sinn regellos. Man kann nicht sagen: das Schwarz vermehrt sich, das Gelb wandelt sich in Weiss um, sondern „an dieser Stelle breitet sich das Schwarz aus, dort wandelt es sich — wie oben gezeigt wurde — in Weiss um"; die weisse Binde des Hinterflügels entsteht in ihrem hintern Theil aus Schwarz, in ihrem vordern aus Braun-gelb, die unterbrochene weisse Fleckenbinde der Vorderflügel dagegen entsteht allein aus der braungelben Grundfarbe. Viele dieser Umwandlungen können also unmöglich einfach chemische Processe sein, veranlasst durch Einwirkung höherer Wärme auf die Pigmentbildner des Puppenflügels und vergleichbar etwa der Röthung des blauen Lakmuspapiers in Säure. Alles, was ich darüber vor zwanzig Jahren geschrieben habe, halte ich auch heute noch für vollkommen richtig: „ausgehend von der vorhandenen Zeichnung" hat sich „eine neue entwickelt". Aber während ich damals noch glaubte, diese Neubildung doch immerhin noch als eine Reaction des specifischen *levana*-Organismus auf höhere Wärme betrachten zu müssen, erkenne ich jetzt, dass Wärme hierbei über-

1) Johannes Schilde, Gegen pseudodoxische Transmutationslehren, ein Entomolog. Leipzig 1879.

haupt nicht als eigentliche Ursache mitspielt, sondern dass es sich um einen Züchtungsprocess handelt, der unabhängig von der Temperatur vor sich ging und der einen Theil der Ide zu *prorsa*-Iden allmählich umstempelte. Diese *prorsa*-Ide wurden aber zugleich so eingerichtet, dass sie bei Einwirkung höherer Temperatur, wenn dieselbe im Beginn der Puppenperiode einwirkte, activ werden, während bei niederer Temperatur die *levana*-Ide activ werden. Wärme ist also nur der Auslösungsreiz für die *prorsa*-Anlage, Kälte der für die *levana*-Anlage.

Damit ist aber die Sache noch nicht erschöpft. Ich habe früher — wie oben schon dargelegt wurde — geglaubt, dass die Nachkommen der *prorsa*-Generation immer die *levana*-Form annähmen, möchte man auch ihre Puppen hoher Wärme aussetzen; dies war zwar nicht ganz richtig, aber es enthielt dennoch einen richtigen Kern, in so fern diese zweite Brut stärker zur *levana*- als zur *prorsa*-Form neigt. Das geht aus allen Versuchen überzeugend hervor. Sie kann in *prorsa* verwandelt werden, wie einer meiner alten Versuche von 1869 beweist, in welchem durch die ungewöhnlich heisse Julisonne die ganze Brut eines *prorsa*-Weibchens wieder *prorsa*-Form annahm. Aber auch in diesem Fall lässt sich die Neigung dieser zweiten Brut zum Activwerden der *levana*-Ide daran erkennen, dass zahlreiche Schmetterlinge auffallend viel Gelb zeigten, ja fast *porima* waren. Umgekehrt hat die erste Jahresbrut eine ebenso ausgesprochene Neigung zum Activwerden der *prorsa*-Anlage, sonst müsste es möglich sein, jedesmal alle Individuen einer Brut durch Kälte zu *levana* zu machen, was mir wenigstens nicht gelang; es entsteht überhaupt auf diese Weise nicht immer eine ganz reine *levana*, oft nur Annäherungen daran, *porima*-Formen. Wäre dem nicht so, so müssten ja in jedem kühlen Sommer eine Menge *levana*-Schmetterlinge im Juli fliegen, was noch niemals beobachtet worden ist. Bei derselben kühlen Temperatur aber — sagen wir 15° C —, bei welcher die erste Brut lauter *prorsa*-Schmetterlinge liefern würde, liefert die zweite ausschliesslich oder doch ganz überwiegend *levana*-Schmetterlinge.

Diese Thatsachen zwingen — wie mir scheint — zur Annahme, dass, abgesehen von Wärmeeinflüssen, ein Alterniren der beiden Formen von der Natur vorgesehen ist, dass in der ersten Brut die *prorsa*-Ide, in der zweiten, d. h. der ersten Generation von Schmetterlingen des folgenden Jahres, die *levana*-Ide im Voraus schon zur Activität disponirt sind, und dass sie vom wirklichen Activwerden nur durch besondere äussere Einflüsse abgehalten werden können.

Der wichtigste dieser Einflüsse ist die Temperatur zur Verpuppungszeit und zwar in dem Sinne, dass viele Individuen der ersten Jahresbrut durch Kälte zur *levana*- oder doch *porima*-Form bestimmt werden können, nahezu die meisten Individuen der zweiten Brut durch Hitze zur *prorsa*-Form. Offenbar ist Alles darauf eingerichtet, dass im Sommer ausschlüpfende Falter die *prorsa*-Form besitzen, und zwar auch dann, wenn der Sommer nicht heiss ist, und dass alle im Frühjahr ausschlüpfenden Falter die *levana*-Form besitzen, auch wenn das Frühjahr recht warm ist, wie es ja oft bei uns vorkommt. Die Versuche haben gezeigt, dass alle überwinternden Puppen ausnahmslos *levana* geben, mag man sie noch so sehr der Wärme aussetzen.

Es scheint mir, als hätten wir mit dieser Anschauung vom Saison-Dimorphismus der *Vanessa levana-prorsa* eine befriedigendere Einsicht in dieses merkwürdige Phänomen gewonnen, als wir sie bisher besassen.

Treten wir nun, ausgerüstet mit dieser bessern Erkenntniss, an die Betrachtung noch einiger anderer Fälle heran, die wir als adaptiven Saison-Dimorphismus auffassen müssen, wie ich glaube.

Dahin zähle ich vor Allem unsere saison-dimorphen Pieriden, wenigstens theilweise. *Pieris napi,* der kleine Weissling, zeigt in seiner Frühjahrsform die bekannte schwärzlich-grüne, breite Bestäubung der Unterseite der Hinterflügel, die eine offenbare Schutzfärbung ist und in der That den auf Pflanzengrün in Schlafstellung sitzenden Schmetterling ebenso gut versteckt wie die grün und weiss gerieselte Unterseite der *Anthocharis*-Arten. Nun ist es aber gerade diese grüne Schutzfärbung, welche der Sommerform fehlt, und der Gedanke liegt nahe, dass die trocknere und weniger lebhaft grüne Umgebung der Sommerbrut diese Aenderung nothwendig gemacht habe. Ich weiss wohl, dass erfahrene Schmetterlingskenner, wie Seitz, die Ansicht geäussert haben, unsere Weisslinge seien immun und würden von Vögeln nicht gefressen. Allein erstens stehen dem sehr bestimmte Beobachtungen von Poulton und Andern entgegen, und dann handelt es sich beim schlafenden Schmetterling auch nicht um Feinde unter den Vögeln, sondern um Eidechsen, Frösche, Kröten und andere Feinde, die wir freilich in ihrer Bedeutung für das Schmetterlingsleben nur recht unvollkommen kennen. Aber dieser mangelhafte Einblick in die Biologie der Thiere bezieht sich ebenso gut auf die Frühjahrsform und bei dieser kann die protective Bedeutung der Unterseite nicht zweifelhaft sein, deutet also auch mit

Bestimmtheit auf Feinde des sitzenden Falters hin, mögen wir sie nun kennen oder nicht, mögen sie heute noch eine Gefahr für die Art bilden oder sie nur in frühern Zeiten gebildet haben. Denn eine alte Errungenschaft schwindet nur langsam, wenn sie bedeutungslos wird.

Sehen wir nun zu, ob die Ergebnisse der Versuche mit dieser Auffassung übereinstimmen.

Es liegen ausser meinen alten Versuchen noch solche von Merrifield über *Pieris napi* vor und meine hier veröffentlichten über *napi* und seine var. *bryoniae*. Unsere Ergebnisse scheinen sich in einem wichtigen Punkte zu widersprechen, indem Merrifield zu finden glaubte, dass die kritische Zeit für den bestimmenden Einfluss der Temperatur hier die letzten Tage der Puppenzeit seien, während aus meinen neuen Versuchen I und II hervorgeht, dass die Zeit unmittelbar nach der Verpuppung die kritische ist. Die meisten Puppen von Versuch I, die zu dieser Zeit Sommertemperatur ausgesetzt wurden, gaben die Sommerform, mochte auch gegen das Ende der Puppenzeit Kälte auf sie eingewirkt haben. Umgekehrt gaben in Versuch II Puppen derselben Brut die Winterform, nachdem sie unmittelbar nach der Verpuppung in den Eisschrank gesetzt worden waren, und es änderte das Resultat nicht wesentlich, wenn sie drei Tage vor dem Ausschlüpfen noch in den Brutofen gebracht wurden.

Dennoch glaube ich, dass der Widerspruch zwischen Merrifield's und meinen Ergebnissen nur ein scheinbarer ist, und dass er darin seinen Grund hat, dass bei *P. napi* adaptiver und directer Saison-Dimorphismus mit einander gemischt sind. Theoretisch konnte man ja so etwas als nicht nur möglich, sondern auch wahrscheinlich voraussehen. Eine Art, die sich den Jahreszeiten durch doppelte Schutzfärbung angepasst hat, kann deshalb doch noch auch direct in ihrer Färbung durch Hitze oder Kälte veränderbar sein. Und so scheint es mir bei dieser *P. napi* zu liegen. Adaptiv ist hier wohl nur die Unterseite der Flügel, aber gerade auf der Oberseite zeigen sich auch Unterschiede zwischen Winter- und Sommerform. Der Winterform kommt die schwarze Bestäubung der Flügelwurzeln zu, welche der Sommerform fehlt, auch zeigt die Winterform eine feine, schwarze Bestäubung der Flügeladern gegen den Flügelrand hin — einen Charakter, der am stärksten bei der var. *bryoniae* ♂ ausgeprägt ist. Während aber die Winterform die Spitze der Vorderflügel nur matt grau bestäubt zeigt, hat die Sommerform hier eine schärfer begrenzte und grössere braun-schwarze Färbung.

Man kann wohl kaum diesen Charakteren einen biologischen Werth für die Art zuschreiben, und wenn man sieht, dass sie parallel laufen der Einwirkung höherer oder niederer Temperatur auf die Puppe, so wird man sie als directe Beeinflussung des Farbenchemismus zu betrachten geneigt sein.

Sollte diese Ansicht die richtige sein, dann müsste man erwarten, dass Umstände eintreten könnten, welche eine Vermengung der Winterformcharaktere mit den Sommerformcharakteern zur Folge hätten, z. B. unten Winterform, oben mehr oder weniger Sommerform. Dies müsste dann eintreten, wenn bei der Verpuppung z. B. Kälte einwirkte, so lange, bis die Anlagen der Winterform — so weit sie adaptiv sind und somit auf besonderer Anlage beruhen — zur Activität bestimmt sind, wenn dann aber später kurz vor dem Ausschlüpfen hohe Temperatur einwirkt und den Chemismus der Farbenbildung der Flügel so beeinflusst, dass die Oberseite den Sommerhabitus erhält.

Auf diese Weise würde es sich sehr einfach aufklären, wie Merrifield dazu kam, die kritische Zeit an das Ende der Puppenperiode zu legen. Er hatte Recht darin, in so fern über die direct durch Temperatur hervorgerufenen Merkmale wirklich erst zu dieser Zeit bestimmt wird, während für die im Keimplasma als doppelte Anlagen enthaltenen adaptiven Merkmale der Beginn der Puppenperiode die Entscheidung giebt.

Ob dem nun wirklich so ist, muss vorläufig noch zweifelhaft bleiben; einer meiner Versuche von 1872 spricht dagegen, indem bei diesem Puppen der ersten Jahresbrut von *P. napi*, die kurz nach der Verpuppung drei Monate lang auf Eis gestellt wurden, 60 Schmetterlinge mit allen Charakteren der Winterform auf Unter- und Oberseite lieferten, obgleich dieselben vom 3. October an ins Treibhaus versetzt worden waren, wo eben bis zum 20. October diese 60 Schmetterlinge ausschlüpften.

Einer der Merrieield'schen Versuche dagegen spricht für meine Vermuthung. Puppen derselben zweiten Generation von 1892 wurden, wie in meinem Versuch, geeist, 3—4 Monate lang, und dann gaben sie, in Wärme von 27° C versetzt, 11 Schmetterlinge, die zwar die adaptive grüne Bestäubung der Unterseite im höchsten Grade ausgebildet zeigten, weniger aber die charakteristischen Merkmale der Winterform auf der Oberseite, also jene, welche nach meiner Vermuthung auf directer Wärmewirkung beruhen könnten. Der Wider-

spruch in den Resultaten unserer beiderseitigen Versuche wäre vielleicht dadurch zu lösen, dass in meinem Versuch die Temperatur des Gewächshauses, in das ich die Puppen zum Ausschlüpfen brachte, zu niedrig gewesen sein könnte (sie ist nicht notirt worden).

Wenn wir einmal von der Möglichkeit absehen, dass directe Wärmeveränderung mitspielen könnte, so verhält sich *Pieris napi* ganz ähnlich wie *Vanessa prorsa-levana*. Im Freien sieht man im Frühjahr nur die Winterform, im Sommer bis Herbst nur die Sommerform, dieses Alterniren der Form entspricht aber nicht genau dem Wechsel der Generationen, in so fern bei beiden Bruten meistens ein wechselnder Procentsatz sich nicht sofort („subitan") entwickelt, sondern latent bleibt während der folgenden Flugperiode und erst in der zweitfolgenden ausschlüpft. Wie gross dieser Procentsatz ist und zwischen welchen Grenzen er schwankt, ist — so viel mir bekannt — durch Versuche noch nicht festgestellt, doch sehe ich aus einer Bemerkung von Merrifield, dass von der ersten Jahresbrut zuweilen die Hälfte im Sommer nicht ausschlüpft, sondern erst im nächsten Frühjahr, und in einem meiner alten Versuche mit *napi*, in welchem sämmtliche Individuen einer grossen Zucht der Sommergeneration nicht im Sommer ausschlüpften, sondern erst im nächsten Frühjahr, ist wohl von Merrifield ganz richtig als ein solches aus einer „congenital tendency" abzuleitendes Ueberwintern gedeutet worden. Daraus ergiebt sich, dass unter Umständen auch eine ganze Brut die folgende Flugzeit latent bleiben kann. Ich selbst hatte damals — beeinflusst durch den Gedanken, dass die Entwicklungsrichtung wesentlich durch äussere Einflüsse bestimmt werde — nach einem solchen als Grund der Erscheinung gesucht und konnte keinen andern finden für dies, wie ich glaubte, ganz ausnahmsweise Verhalten als das mechanische Rütteln, dem die Puppen während einer siebenstündigen Eisenbahnfahrt ausgesetzt gewesen waren. Da inzwischen Merrifield zwar nicht bei *napi*, aber doch bei andern doppelbrütigen Tagfaltern gelegentlich einmal die ganze Brut ohne irgend welche besondere Einflüsse latent bleiben sah, so wird dies auch hier aus innern Gründen erfolgt sein. Wir werden also hier wie bei *Vanessa prorsa* annehmen müssen, dass nicht allein äussere Einflüsse darüber entscheiden, welche Anlage activ werden soll, sondern dass bei einem Theil jeder Brut aus unbekannten innern Ursachen von vornherein eine Neigung zum Activwerden, sei es der Sommerform, sei es der Winterform, vorhanden sein kann. Immer aber ist diese Neigung zur Sommerform zugleich mit der Neigung zu subi-

taner [1]) Entwicklung verbunden, die zur Winterform mit der Neigung zu latenter Entwicklung verbunden, d. h. wenn eine Puppe der Sommerbrut aus freien Stücken nicht alsbald sich entwickelt, sondern überwintert, dann giebt sie immer die Winterform, auch wenn sie den ganzen Winter über in der Wärme gehalten wird. Der eben angeführte Versuch von 1872/73 ist einer der vielen mir zu Gebote stehenden Beweise dafür, da in diesem alle Puppen im warmen Zimmer überwintert wurden. — Umgekehrt geben alle Puppen der zweiten Brut, falls sie in demselben Herbst noch ausschlüpfen, stets die Sommerform; wenigstens verhält es sich bei *Vanessa prorsa* so, über *Pieris napi* besitze ich nach dieser Richtung keine Erfahrungen, und auch Merrifield's Versuche geben darüber keinen Aufschluss, da er nur 10 Puppen der zweiten Brut sofort in hohe Temperatur brachte (32 ° C), von denen zufällig keine sich treiben liess, sondern alle überwinterten.

Nun könnte man am Ende geneigt sein, der Wärme gar keinen Einfluss auf die Formbestimmung der Imago einräumen zu wollen und könnte sagen, dass alle Stücke irgend einer Brut, die die Winterform annehmen, dies aus innerer Disposition dazu thun, und ebenso bei denen, die die Sommerform annehmen. Eine solche Vermuthung würde aber durch die Versuche widerlegt. Die Stücke der Sommerbrut, welche zur subitanen Entwicklung und zugleich zum Activwerden der Sommerform veranlagt sind, können vielmehr durch Kälte umgestimmt und zur Annahme der Winterform bewogen werden, obgleich sie nicht überwintern, sondern ausschlüpfen, sobald sie vom Eis in warme Temperatur gebracht werden. Sie behalten also ihre subitane Entwicklungsweise bei, obgleich sie für die Winterform umgestimmt werden. Das geht z. B. aus meinem Versuch 14 von 1872 hervor, in welchem die geeiste erste Brut, nach 3 Monaten ins Treibhaus gesetzt, dort 60 Winterform-Schmetterlinge gab, während 34 nicht ausschlüpften, sondern überwinterten und im nächsten Frühjahr die Winterform gaben. Diese 60 mit subitaner Entwicklung würden

1) Ich darf diesen Ausdruck, den ich zuerst in Bezug auf Daphniden bildete, wohl auch hier anwenden, da der Vorgang derselbe ist wie dort, nur dass es sich dort um die sofortige (subitane) oder verzögerte (latente) Entwicklung von Eiern, hier von Puppen handelt. Vergl. Weismann, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphniden, Leipzig 1876—1879.

2) Experiments on temperature-variation in Lepidoptera etc., in: Proceed. Ent. Soc. London, 1894, Part 1, April.

aller Wahrscheinlichkeit nach unter normalen Verhältnissen grössten Theils schon im Juni als Sommerform ausgeschlüpft sein, die 34 überwinternden dagegen mögen von vorn herein zur Latenz und zur Winterform veranlagt gewesen sein.

So wird man auch von der zweiten Brut des Jahres einen wechselnden Procentsatz durch Wärme zur Sommerform und zu subitaner Entwicklung bestimmen können, einige werden sogar auch bei gewöhnlicher mittlerer Herbsttemperatur in dieser Form ausschlüpfen, die grössere Zahl aber wird von vorn herein zur Latenz und zur Winterform in so starker Weise neigen, dass sie nicht mehr umzustimmen ist. Darüber aber fehlen noch genauere Nachweise.

In meiner Schrift von 1874 über den Saison-Dimorphismus glaubte ich aus der Umwandlungsfähigkeit einer Art in ihren verschiedenen Bruten darauf schliessen zu können, welche der Saisonformen die ältere, welche die jüngere sei. Aus der im Allgemeinen richtigen Beobachtung, dass die Brut der Sommergeneration in ihrer grossen Masse sich nicht von der *levana*-Form durch Wärme ablenken lasse, schloss ich damals, dass diese die primäre, die *prorsa*-Form aber die secundäre sei, indem ich die künstliche Umwandlung als Rückschlag auf die Stammform auffasste. Ein solcher konnte — so meinte ich — nur bei der jüngeren, nicht bei der älteren Form eintreten. Aus demselben Grunde hielt ich bei *Pieris napi* die Winterform für die ältere. Obgleich ich nun auch heute noch dieselbe Ansicht über das relative Alter dieser Formen habe, so möchte ich mich doch dabei nicht mehr auf diesen Schluss stützen, denn ganz abgesehen davon, dass bei *V. levana* meist einige Stücke der dritten Generation als *prorsa*-Form noch im Spätherbst ausschlüpfen, möchte ich heute bei gereifterer Einsicht in die Vererbungsvorgänge den Begriff des Rückschlags überhaupt nicht mehr beim Saison-Dimorphismus anwenden, wie oben schon angedeutet wurde. Nicht, dass ich es für geradezu fehlerhaft hielte, hier von Rückschlag zu sprechen, denn es tritt ja wirklich eine phyletisch ältere Form hier auf, aber es scheint mir zweckmässiger und zur Klärung der Vorgänge geeigneter, den Begriff des Rückschlags auf diejenigen Fälle des Wiederauftretens einer früher dagewesenen Lebensform zu beschränken, welche nicht in regelmässigem Cyclus, also normaler Weise erfolgt. Nach meiner Vorstellung beruht jeder Rückschlag darauf, dass im Keimplasma einer Art noch eine gewisse Anzahl unveränderter Vorfahrenanlagen mitgeführt wird, die unter besonders günstigen Umständen (siehe „Keimplasma“, p. 392) gelegent-

lich einmal activ werden und dem entstehenden Individuum Vorfahrencharaktere aufprägen kann. Auch beim adaptiven Saison-Dimorphismus wird im Keimplasma ein Satz solcher Vorfahrenide anzunehmen sein, aber nicht als ein kleiner Rest, sondern in derselben Anzahl wie die modernen Ide der andern Saisonform; ihr Keimplasma ist zusammengesetzt zu denken aus einer gleichen Anzahl von Winter-Iden und von Sommer-Iden, die für gewöhnlich mit einander in der Leitung der Ontogenese alterniren. Das ist doch nicht ganz dasselbe wie der ausnahmsweise hier und da unter dem Zusammentreffen besonders günstiger Umstände einmal auftretende Rückschlag auf eine Ahnenform; es ist ein normaler Wechsel zwischen zwei Keimesanlagen, von denen allerdings die eine ohne Zweifel die ältere ist.

Die Entstehung dieses Turnus lässt sich unschwer vorstellen. Bei Arten, die wie *V. levana* und *P. napi* zur Eiszeit einbrütig waren und damals unter ähnlichen Lebensbedingungen standen wie unsere heutige Frühjahrsform, wird sich ein Theil der früher gleichartigen Ide des Keimplasmas durch Selection allmählich in Sommeride umgebildet und dabei zugleich eine Abhängigkeit dieser Ide in Bezug auf ihr Activwerden herausgebildet haben von gewissen innern und äussern Einflüssen, die das richtige Alterniren der beiden Formen zur Folge hatten. Es kam darauf an, dass jede der beiden Anpassungsformen auch zur rechten Zeit auftrat, nicht aber zu einer Zeit und unter äussern Umständen, zu denen die protective Färbung nicht passte. Die Thatsachen lehren uns, dass dies in doppelter Weise geschah: erstens dadurch, dass die zwei Idearten so eingerichtet waren, dass sie alternirend die Ontogenese leiteten, also in Generation I die Winter-Ide activ wurden, in Generation II die Sommer-Ide, in Generation III wieder die Winter-Ide u. s. w.; zweitens aber dadurch, dass das Activwerden der zur Activität disponirten Idart durch gewisse äussere Einflüsse, Wärme oder Kälte, verhindert und zugleich die entgegengesetzte Idart zur Activität bestimmt werden kann. Dazu kommt noch, dass die innere Disposition zur Activität, über deren Wesen wir natürlich nichts errathen können, nicht immer mit einem Alterniren der beiden Idarten verknüpft ist, sondern dass bei einem wechselnden Procentsatz von Individuen jeder Brut die gleichnamigen Ide auch für die folgende Generation zur Activität disponirt sind. In diesem Falle aber ist in der Regel wenigstens die Bestimmung der Winter-Ide zugleich mit der Neigung zur Latenzentwicklung (Ueberwinterung) verbunden, die Bestimmung der Sommer-Ide mit der Neigung zur Subitanentwicklung.

Auf diese Weise erscheint das Zusammentreffen der beiden Anpassungsformen mit den zu ihnen gehörigen Lebensbedingungen aufs beste gesichert. Für gewöhnlich fliegen bei uns nur zwei Generationen, und dafür genügte also allein schon das aus innern Gründen regelmässige Abwechseln der beiden Formen. Nun galt es aber, der Möglichkeit zu begegnen, dass durch sehr ungünstige Einflüsse (schlechte Witterung, Ueberzahl von Feinden), wie sie wohl nur selten, aber doch immer von Zeit zu Zeit einmal wieder vorkommen, nicht der ganze Bestand der Art in einem Wohnbezirk vernichtet werde, und dies geschah hier, wie bei vielen andern Arten dadurch, dass ein wechselnder Procentsatz jeder Brut die Anlage zur Latenzentwicklung in sich trägt. Diese ist aber normaler Weise zugleich mit der Disposition zum Activwerden der Winter-Ide verbunden, weil andernfalls die Sommeranpassung im Frühjahr auftreten könnte. In jeder Brut sind aber auch Individuen mit zur Activität disponirten Sommer-Iden enthalten, diese aber besitzen meistens zugleich die Anlage zur Subitanentwicklung; so alle Stücke, die schon bei gewöhnlicher oder doch bei höherer Wärme die Sommerform annehmen, mögen sie nun der zweiten oder der dritten Generation angehören.

Die Fähigkeit der Sommer-Ide, durch hohe Wärme zur Activität bestimmt zu werden, macht es möglich, dass in sehr heissen Sommern ausnahmsweise einmal eine an Individuen reiche zweite Sommergeneration mit Sommerform fliegen kann, wie dies nach meinem alten, früher schon besprochenen Versuch bei *V. prorsa* vorkommen muss, bei *P. napi* wahrscheinlich auch vorkommt.

Umgekehrt aber bedingt die Fähigkeit der Winter-Ide, durch Kälte zur Activität bestimmt zu werden, die Möglichkeit, dass die dritte Generation des Jahres, wenn früh im Herbst Kälte eintritt, zum allergrössten Theil überwintert und dann im Frühjahr die Frühjahrsform liefert.

Trotz aller dieser Vorsichtsmaassregeln stimmt doch nicht immer ein jedes Exemplar einer Brut zur Jahreszeit, aber die Ausnahmen sind selten; ich kenne keinen Fall, wo im Frühjahr eine *prorsa* im Wald geflogen wäre, oder im Sommer eine *levana*, doch kommen Mittelformen (*porima*) im Sommer vor, und ich habe oben schon versucht, sie zu erklären. Bei *Pieris napi* scheint eher einmal eine Winterform oder Mittelform im Sommer aufzutreten, doch sind eben hier auch die Unterschiede der beiden Formen minder gross und scharf.

Theoretisch lassen sich Mischformen von unserm Standpunkt

aus leicht verstehen; sie beruhen darauf, dass beiderlei Anlagen zugleich activ werden und dass also jede von ihnen sich an der Flügelmalerei zu betheiligen sucht, wobei dann die eine oder die andere mehr oder weniger überwiegen kann. Es tritt dann derselbe Vorgang ein, der sich nach meiner Vorstellung auch bei der Vermischung der elterlichen Eigenschaften im Kinde abspielt [1]), wobei auch der eine Elter beinahe allein sich geltend machen, der andere ganz zurücktreten kann, oder aber alle denkbaren Combinationen und Mischungen elterlicher Eigenschaften auftreten können. In diesem Falle wissen wir gewiss, dass zwei gesonderte Anlagen bei der Befruchtung zusammenkommen, dass sie also beide in dem sich entwickelnden Ei beisammen sind, während wir beim adaptiven Saison-Dimorphismus dies nur aus den Erscheinungen des Kleidwechsels erschliessen.

Wenn ich oben meinem frühern Schluss auf das relative Alter der alternirenden Saisonformen heute die Berechtigung absprach, so gilt dies doch nicht für acyclische Arten, wie *Pieris napi* var. *bryoniae*. Wenn es richtig ist, was nach meinen frühern Versuchen so zu sein schien, dass *bryoniae* durch Wärme nicht zur Annahme der *napi*-Form bewogen werden kann, so würde der Schluss, dass *bryoniae* die Stammform von *napi* sei, wenn auch nicht zwingend, so doch wahrscheinlich sein. Denn hierbei handelte es sich um wirklichen, d. h. ausnahmsweise eintretenden Rückschlag, der nur dann erfolgen könnte, wenn die weisse Form vor der dunkeln schon existirt hätte und wenn „weisse" Ide also noch für gewöhnlich latent im Keimplasma der *bryoniae* enthalten wären. Da indessen in den hier mitgetheilten neuen *bryoniae*-Versuchen einzelne Stücke weiss erhalten wurden, so wird man sich bis auf weitere Versuche eines endgültigen Urtheils enthalten müssen, wie oben in den „Resultaten" der Versuche schon dargelegt ist. Seitz ist geneigt, die *napi*-Form für die primäre zu halten, weil die meisten *Pieris*-Arten weiss sind, dem könnte man aber entgegen halten, dass die dunkle *bryoniae* an weit entfernten Gegenden der Erde vorkommt, auf den Alpen, dem Jura und in der Polarregion, ein Vorkommen, welches auf gemeinsamen circumpolaren Ursprung und nachfolgende Trennung nach Schluss der Eiszeit hinweist. Man könnte freilich auch diesem Argument wieder die Vermuthung entgegen halten, dass die Schwärze

1) Siehe im „Keimplasma" den Abschnitt über den „Kampf der Ide bei der Leitung der Ontogenese".

der weiblichen *bryoniae* eine Anpassung an kaltes Klima im Sinne von Lord Walsingham sei, welche unabhängig sich auf den Alpen und im hohen Norden durch Selection ausgebildet hätte. — Auf die Entscheidung der Einzelfrage selbst kommt ja nicht viel an, aus ihrer vielleicht ganz nützlichen Discussion aber ersehen wir von Neuem, wie wenig wir über Biologie der Thiere wissen und wie schwer es ist, über solche Einzelfragen ein sicheres Urtheil zu gewinnen.

Wenn man nun — wie ich glaube, dass es unvermeidlich ist — den directen Saison-Dimorphismus vom adaptiven unterscheidet, so liegt die Frage nahe, welche der bekannten Fälle in die eine, welche in die andere Kategorie gehören. Um das aber zu entscheiden, sind genauere und specieller auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen nothwendig, wie sie bis jetzt noch nicht vorliegen. In Fällen, bei welchen doppelte, offenbar protective Zeichnung und Färbung auftritt, wie bei den von Nicéville gezüchteten tropischen Satyriden und der von Seitz als saison-dimorph bezeichneten *Junonia almana-asterie* kann mit grosser Sicherheit schon im Voraus der Saison-Dimorphismus auf Selectionsprocesse bezogen werden. Wahrscheinlich ist auch *Grapta interrogationis* mit ihren von W. H. Edwards untersuchten beiden Saisonformen var. *fabricii* und var. *umbrosa* auf doppelte schützende Anpassung zu beziehen, in so fern hier gerade die protective Unterseite grosse Unterschiede aufweist. Aber einestheils sind doch auch erhebliche Verschiedenheiten der Oberseite vorhanden, andererseits wäre erst noch nachzuweisen, wieso die protective Unterseite der Sommerform ein besserer Schutz während der Sommerzeit ist als die Unterseite der Herbst- und Frühjahrsform und umgekehrt. Die Unterseite der *Grapta*-Arten ist immer in hohem Maasse protectiv, sie ist aber bei verschiedenen Arten recht verschieden und scheint auch bei vielen derselben nach den Jahreszeiten zu wechseln. Bei unserer *Grapta C-album* glaubte ich öfters einen Saison-Dimorphismus der Unterseite gefunden zu haben, konnte aber die Sache nicht vielseitig genug verfolgen, um andere Erklärungen der beobachteten Verschiedenheiten, so besonders individuelle und locale Unterschiede, ausschliessen zu können. Ich halte es aber für sehr möglich, dass bei vielen Arten dieser Gattung ein adaptiver Saison-Dimorphismus der Unterseite noch gefunden werden wird. Hat doch A. Seitz bereits auf *Grapta C-aureum* von Japan in diesem Sinne hingewiesen. Bei *Grapta interrogationis* hat die Sommerbrut in Virginien nach Edwards eine lehmgelbe Unterseite mit complicirtem Zeichnungsmuster, die Herbst- und Frühjahrsschmetterlinge

aber haben das Braun-roth trockener Blätter und als Hauptzeichnung die geknickte Mittelrippe eines Blattes.

So wird man auch vermuthen dürfen, dass bei unsern Pieriden mit protectiver Unterseite, soweit sie einen Saison-Dimorphismus besitzen, sie diesen der Anpassung an das fein gefiederte Laub, überhaupt an das Grün verschiedner Pflanzen, (Cruciferen, Doldengewächse) verdanken, auf welchen der Schmetterling auszuruhen pflegt. Es wäre interessant, eine dieser Arten, z. B. *Anthocharis belia-ausonia* in ihren Lebensgewohnheiten zu beobachten, um Aufschluss darüber zu erhalten, ob wirklich die nicht ganz unbedeutenden Verschiedenheiten in der grün und weissen Musterung der Unterseite eine grössere Aehnlichkeit mit den Ruhepflanzen der jedesmaligen Saison hervorbringen.

Solche Fälle würden ihre Erklärung nur in einem doppelten Selectionsprocess finden, der in der ersten Brut diejenigen Schmetterlinge ausmerzte, welche während der Sommerzeit dem ruhenden Falter geringern Schutz, in der zweiten diejenigen, welche während der Herbst- oder der Frühjahrszeit geringern Schutz gewährten. Doppelt wird dieser Process der Auslese stets gewesen sein müssen, auch dann, wenn eine einbrütige Art, die schon adaptive Färbung besass, durch wärmeres Klima zum Einschieben einer zweiten Brut veranlasst wurde, denn in diesem Fall wird die Nothwendigkeit der Anpassung der zweiten Falterbrut an die andere Umgebung der spätern Sommerzeit zwar zunächst nur die Individuen dieser zweiten Brut selbst ausgelesen haben, aber sehr bald wird sich erbliche Uebertragung der neu angenommenen Charaktere von der zweiten auf die erste Generation geltend gemacht und eine Ausmerzung der sie besitzenden Individuen nöthig gemacht haben. Nur durch fortwährende Sichtung beider Generationen kann eine Duplicität der Anpassung erzielt und erhalten worden sein, auch ist dies, wie mir wenigstens scheint, nur unter der weitern Voraussetzung möglich gewesen, dass im Keimplasma jedes Individuums mehrfache Anlagen (Ide) der Flügel und des ganzen Thieres enthalten sind, von denen die einen nach dieser, die andern nach jener Richtung gezüchtet werden konnten, während sie zugleich verschiedenen Auslösungsreizen, der Wärme, der Kälte u. s. w. angepasst wurden.

Bei ausgesprochener Doppelanpassung protectiver Natur kann man mit Sicherheit auf einen solchen Ursprung des Saison-Dimorphismus schliessen, aber meistens beschränkt sich der Dimorphismus bei Tagfaltern nicht auf die Unterseite, sondern es gehen Hand in

Hand mit diesen sicher protectiven Unterschieden auch solche der Oberseite. Bei *Vanessa levana-prorsa* ist dies umgekehrt, d. h. die Oberseite ist stärker verschieden als die protective Unterseite. Auf letzterer stehen bei *levana* auf jedem Flügel ein grosser, verwaschener Lila-Fleck, der bei *prorsa* entweder ganz fehlt oder doch nur auf den Hinterflügeln schwach angedeutet ist, dagegen zeigt *prorsa* auch unten die weisse Binde, die bei *levana* mit gelblichen und bräunlichen Tönen gedeckt ist. *V. levana* ist also im Sitzen jedenfalls dem vielen dürren Laub des Frühjahrswaldes gut angepasst, doch weiss ich nicht, ob sie am Boden ausruht. *V. prorsa* übernachtet wohl auf Pflanzen, Brombeersträuchern, Hollunder (Sambucus ebulus) und dergleichen und wird gerade durch ihre weisse, auch im Sitzen sichtbare Binde in der Nähe weisser Blumen gut geschützt sein.

Obgleich die Oberseite der meisten Tagfalter keine sympathischen Färbungen hat, so will ich doch keineswegs bezweifeln, dass solche in einem ganz allgemeinen Sinn vorkommen mögen, und gerade die *levana*-Form mag im Flug durch ihre Farbenübereinstimmung mit dem gelb-braunen, dürren Laub des Frühjahrswaldes einigermaassen geschützt sein. Im Allgemeinen aber wird protective Färbung der Oberseite als Mimicry auftreten.

Obgleich ich *prorsa* unter diesem Gesichtspunkt aufgefasst habe, möchte ich doch erwarten, dass die Fälle von Mimicry selten mit Saison-Dimorphismus verknüpft sein werden. Denn dass etwa eine tropische Art für die Regenzeit einer der immunen Arten sich ähnlich gemacht habe, für die Trockenzeit aber einer andern immunen Form, ist zwar nicht unmöglich, aber unwahrscheinlich. Dass eine schutzbedürftige Art sich in Ceylon einer andern immunen Danaide angepasst hat als in Malakka und als auf Java, kommt vor; auch sind Beispiele bekannt, wo der Mann einem andern geschützten Vorbild gleicht als das Weib, aber dass zeitlicher Dimorphismus einer Art mit doppelter Mimicry vorkäme, ist bisher wenigstens noch nicht beobachtet worden.

Fast noch schwerer fällt die Entscheidung, ob man es im einzelnen Fall mit reinem directen Saison-Dimorphismus zu thun habe. Die Versuche lassen ihn bei *Chrysophanus phlaeas* annehmen, und bei *Pararga egeria* und *Vanessa urticae* dürfen die Klimavariationen wohl auch als directe Wirkungen der verschiedenen Temperatur betrachtet werden, ob und in wie weit aber dabei noch doppelte Anpassung mitspielt oder — bei den Klimavariationen — geschlechtliche Zuchtwahl, das ist schwer zu entscheiden. Wenn

z. B. Merrifield [1]) bei einem Spanner, *Selenia illustraria*, findet, dass niedrige Temperatur, auf die Puppe angewandt, dem Schmetterling die dunkle Winterform aufprägt, hohe Temperatur die helle Sommerform, so möchte man dies wohl als directe Wärmewirkung auffassen. Wenn man aber bedenkt, dass möglicher Weise hier eine Anpassung der Oberseite des Schmetterlings an die verschiedene Unterlage, auf welcher er im Frühjahr und im Sommer sitzt, der eigentliche Grund der Verschiedenheiten beider Bruten sein kann, so bleibt auch die Möglichkeit offen, dass Selectionsprocesse und nicht Temperaturen dieselben hervorgerufen haben.

Nun konnte aber Merrifield [2]) bei einem andern Spanner mit blattartigem Flügelschnitt, *Ennomos autumniaria*, ebenfalls durch Kälte eine Verdunkelung der Oberseite des lehmgelben Schmetterlings hervorrufen, obwohl derselbe in England und auch in Deutschland nur eine Brut macht. Das scheint nun doch directe Wirkung der Kälte sein zu müssen, und dennoch wird man das nicht ohne Weiteres behaupten dürfen. Es könnte Rückschlag auf eine dunkler gefärbte Stammform sein. Oben war schon im Vorbeigehen von den merkwürdigen Abänderungen die Rede, welche Dorfmeister, Merrifield und Standfuss an Tagfaltern durch Anwendung von Eis oder von grosser Hitze auf die Puppen von Tagfaltern erzielten, und es wurde schon erwähnt, dass Dr. Dixey die meisten dieser Aberrationen für Rückschläge auf frühere Formen hält und für einzelne Fälle dies jedenfalls sehr wahrscheinlich gemacht hat. Für alle aber dürfte es wohl kaum zutreffen, und ein Theil dieser Farbenveränderungen wird wohl als directe Beeinflussung des Farbenchemismus des Flügels durch die Temperatur angesehen werden dürfen.

Da nun meine Versuche mit dem neapolitanischen *Chrysophanus phlaeas* beweisen, dass solche abändernde Temperaturen auch das Keimplasma langsam beeinflussen und dadurch die Abänderung erblich werden lassen, so können wohl auch diese directen Abänderungen der Farben durch das Klima nicht ganz bedeutungslos sein, wenn sie auch sicherlich eine geringere Bedeutung für die Umwandlung der Schmetterlingsarten haben, als ich sie ihnen früher zuschrieb vor der

---

1) Merrifield, Systematic temperature experiments on some Lepidoptera in all their stages, in: Transact. Ent. Soc. London, 1890, p. 131.

2) Merrifield, Conspicuous effects on the markings and colouring of Lepidoptera caused by exposure of the pupae to different temperature conditions, ibid. 1891, p. 155.

Erkenntniss, dass ein grosser Theil des Saison-Dimorphismus auf Selection beruhen muss.

Vielleicht wird uns die Zukunft in den Stand setzen, aus der kritischen Periode der Temperaturwirkung auf die Natur der Abänderung zurück zu schliessen. Sollte meine oben ausgesprochene Vermuthung sich bestätigen und die ihr heute noch entgegenstehenden Beobachtungen sich in anderer Weise aufklären lassen, so würde man dazu im Stande sein; bis jetzt aber reichen die Thatsachen noch nicht dazu aus. Auch die oben erwähnten, sehr fein ausgeführten Versuche von Merrifield lassen noch keinen sichern Schluss darüber zu, ob die kritische Zeit für das Activwerden einer von zwei Doppelanlagen stets im Beginn der Puppenperiode liegt und ob Farbenveränderungen, welche am Ende derselben auf Temperatureinflüsse hin auftreten, stets als directe Abänderungen des Farbenchemismus anzusehen sind.

Bei *Selenia illustraria* gab die sofort geeiste Puppe der Sommerbrut die dunkel gefärbte und gezeichnete Winterform, die 12 Wochen lang geeiste und dann bei 27° C getriebene Puppe derselben Brut gab einen viel helleren Schmetterling mit ziemlich dunkler Zeichnung.

Merrifield schliesst daraus, dass die kritische Zeit für die Zeichnung der Anfang der Puppenzeit sei, für die Grundfarbe aber das Ende derselben. Nun ist aber die „Zeichnung" nur in unserer Idee etwas von der „Grundfarbe" Gesondertes, in Wirklichkeit verhält es sich hier nicht wie bei einem Bild, bei dem zuerst die Zeichnung und dann die Farben aufgesetzt werden, sondern das, was wir „Zeichnung" nennen, ist nur ein anderer Farbenstreif der einen Schicht von farbigen Schuppen, die die Flügelfärbung ausmachen. Es ist also „Zeichnung" genetisch dasselbe wie „Färbung", und biologisch auch, in so fern sie zu sympathischer oder auffallender Färbung zusammenwirken. Ich will damit nicht in Abrede stellen, dass unter Umständen Färbungen auftreten können, die wirklich andern Ursprungs sind als das im Keimplasma begründete Farbenmuster, ich sehe eine solche z. B. in der schwarzen Bestäubung der südlichen Form von *Chrysophanus phlaeas*, der var. *eleus*, wenn aber die Flügelfläche sympathisch gefärbt ist, wie es bei dieser *Selenia* wohl sicher der Fall ist, dann ist durch Naturzüchtung das ganze Farbenmuster im Keim schon enthalten und macht zusammen erst den biologischen Werth der Färbung aus. Dazu kommt noch, dass bei *Selenia illustraria* die Zeichnung der Sommerform eigentlich dieselbe ist wie bei der Winterform, nur viel matter und theilweise fast oder ganz ver-

loschen; sie ist nicht etwas ganz Neues, wie bei *Vanessa prorsa* im Gegensatz zu *levana*. Deshalb würde man vielleicht zutreffender die von MERRIFIELD beobachteten Umfärbungen dahin auslegen, dass durch Kälte die Winterformanlage ausgelöst wird, dass aber später nachfolgende Sommerwärme auch die Sommeranlage in Thätigkeit treten lässt, und dass die beiden Anlagen nun zusammenwirken und eine Mittelform hervorbringen. Das würde aber eine Widerlegung meiner Vermuthung sein, dass für die im Keim enthaltenen Doppelanlagen der einzige kritische Moment der Beginn der Puppenzeit wäre.

Weitere, bestimmt auf diesen Punkt gerichtete Untersuchungen an möglichst vielen Arten können erst die hier gestellten Fragen beantworten.

Soviel darf für jetzt wenigstens behauptet werden, dass die Temperatur vor der Verpuppung keinerlei Einfluss auf die Farbe und Zeichnuug des Schmetterlings hat. Schon meine *phlaeas*-Versuche deuten darauf hin, in so fern hier die aus neapolitanischen Eiern geschlüpften Räupchen sehr verschiedene Schmetterlinge lieferten, obwohl nur die Puppen verschiedener Temperatur ausgesetzt gewesen, die Raupen aber alle völlig gleich behandelt worden waren. Für *Ennomos autumnaria* hat MERRIFIELD gezeigt, dass sehr verschiedene Temperaturen, in welchen die Raupen aufgezogen wurden, ohne Einfluss auf die Färbung des Schmetterlings sind. Obgleich also, wie wir kürzlich erfahren haben, die Imaginalscheiben der Flügel schon sehr früh in der Raupe angelegt werden [1]), so wird doch die Entscheidung darüber, welche von zwei Flügelanlagen einer adaptiv saison-dimorphen Art activ werden soll, erst frühestens zu Beginn der Puppenzeit gegeben.

1) E. VERSON, La formazione delle ali nella larva del Bombyx mori, Padova 1890, und J. GONIN, Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères, Lausanne 1894.